



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Aspectos ecológicos de la alimentación de 4 diferentes morfotipos de *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (Poeciliidae).

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
Limnología

PRESENTA:
Biól. Edgar Peláez Rodríguez

TUTOR PRINCIPAL:
Dr. S. S. S. Sarma
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR:
Dr. José Luis Gama Flores
Dr. Javier Alcocer Durand
Dr. Héctor Hernández Hernández
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ASESOR EXTERNO:
Dr. Marcelo Silva Briano
UNIVERSIDAD AUTONOMA DE AGUASCALIENTES

Los Reyes Iztacala, Estado de México. Enero de 2020.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Aspectos ecológicos de la alimentación de 4 diferentes morfotipos de *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (Poeciliidae).

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
Limnología

PRESENTA:
Biól. Edgar Peláez Rodríguez

TUTOR PRINCIPAL:
Dr. S. S. S. Sarma

COMITÉ TUTOR:
Dr. José Luis Gama Flores
Dr. Javier Alcocer Durand
Dr. Héctor Hernández Hernández
Dr. Marcelo Silva Briano

Los Reyes Iztacala, Estado de México. Enero de 2020.

Agradecimientos

Quiero agradecer ampliamente a mi tutor principal de tesis el Dr. S. S. S. Sarma por su paciencia, apoyo y ayuda a la realización del presente trabajo. Gracias de verdad.

A los revisores miembros del Comité tutor, Dr. José Luis Gama Flores, Dr. Javier Alcocer Durand, Dr. Héctor Hernández Hernández, Dr. Marcelo Silva Briano les agradezco infinitamente sus observaciones que contribuyeron a la mejora del trabajo.

A la Dra. Nandini por sus comentarios al trabajo final.

A José Luis Viveros Legorreta por su apoyo en laboratorio.

Agradecimiento al proyecto PAPIIT-IN214618 por la aportación del equipo necesario para la realización del presente trabajo.

Dedicatoria

Este trabajo está dedicado a mi esposa

Gris Granados Arias

contigo hasta el fin mi flaca hermosa... te amo.

y a mis hijas

Abigail y Lorena

Por ustedes siempre... las amo

Índice

Tema	Página
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Justificación	7
Antecedentes	8
Objetivos	11
Hipótesis	12
Material y métodos	13
Resultados	17
Discusión	34
Conclusion	42
Literatura Citada	43

Resumen

El guppy *Poecilia reticulata*, es una especie utilizada ampliamente sin embargo en su cultivo existen problemas de alta mortalidad en la etapa larval dada la falta de información sobre su conducta alimenticia. Se han trabajado especies de acuicultura de ornato utilizando un solo morfotipo pero dada la gran variabilidad morfotípica de *P. reticulata*; el presente trabajo plantea la posibilidad de cuatro morfotipos de *P. reticulata* denominados guppy King cobra amarillo (cola amarilla), guppy King cobra rojo (cola roja), guppy azul metálico (guppy cola azul) y guppy tuxedo (guppy cola negra), presentan tipos morfológicos diferentes por lo que su respuesta funcional y selectividad de presas serán distintas. El objetivo del presente trabajo fue cuantificar el efecto de la depredación de larvas de *P. reticulata* sobre la densidad de presas bajo condiciones de laboratorio mediante el comportamiento alimenticio, respuesta funcional y selectividad de presas. Utilizando un diseño experimental para conocer la respuesta funcional, se expuso a diferentes edades de desarrollo larval a consumo de diferentes densidades de presas (*Brachionus calyciflorus* y *Moina macrocopa*), la selectividad usando 4 tipos de presa y el comportamiento alimenticio observando los eventos de encuentros, ataques, capturas e ingestiones y por último las características somáticas de los 4 morfotipos utilizados. Se encontró que La respuesta funcional es diferente en los 4 morfotipos para el consumo de *B. calyciflorus* y *M. macrocopa*. Los morfotipos cola amarilla y cola roja en las 2 primeras semanas consumen preferentemente *B. calyciflorus*, y la densidad de presas crítica a la cual se estabiliza el consumo se presenta en un rango de 60 ind./50ml. Existen diferencias significativas entre el inicio y el final del crecimiento somático de los 4 morfotipos. No existen diferencias significativas en la relación longitud patrón, apertura de la boca entre los 4 morfotipos, pero si hay diferencias significativas entre las aperturas de boca inicial y final en los 4 morfotipos a lo largo del experimento. Los comportamientos alimenticios presentan diferencias con respecto al tamaño del cuerpo de acuerdo con el morfotipo. Estas observaciones tienen implicaciones en el manejo exitoso del manejo en cultivo de los cuatro morfotipos de la especie *P. reticulata*.

Palabras clave: Guppy, *Poecilia reticulata*, respuesta funcional, selectividad de presas, comportamiento alimenticio.

Abstract

The guppy, *Poecilia reticulata*, is a species widely used in ornamental fish industry. However, there are problems in its culture mainly due to high mortality in the larval stage given the lack of information on their feeding behavior. In the commercial aquaculture this species has been used as a single morphotype but given the great morphotypic variability of *P. reticulata*, this work raises the possibility that four morphotypes of *P. reticulata* known as guppy King cobra yellow (yellow tail), guppy King cobra red (red tail), metallic blue guppy (blue tail guppy) and guppy tuxedo (guppy black tail), have different morphological types so their functional response and prey selectivity could be different. The objective of the present work was to quantify the effect of larval predation of *P. reticulata* on the prey density under laboratory conditions using feeding behavior, functional response and prey selectivity approaches. Using different prey densities, different larval development ages were evaluated to consume two prey species (*Brachionus calyciflorus* and *Moina macrocopa*), prey selectivity using 4 types of prey and feeding behavior observing the events of encounters, attacks, captures and ingestions and finally the somatic characteristics of the 4 morphotypes used. The functional response varied among the 4 morphotypes in consuming *B. calyciflorus* and *M. macrocopa*. The yellow-tailed and red-tailed morphotypes during the first 2 weeks preferred *B. calyciflorus*, and the critical prey density at which consumption was stabilized occurred in the range of 60 ind./50ml. There were significant differences in the body size at the beginning and the end of the somatic growth of the 4 morphotypes. There were no significant differences in the relationship between standard length, gape size among the 4 morphotypes. There were, however, significant differences in the gape size between the initial and final data on mouth gape among the 4 morphotypes. Feeding behavior showed differences with respect to body size according to the morphotype. These observations have implications for the successful management and culture of the four morphotypes of the *P. reticulata* species.

Keywords: Guppy, *Poecilia reticulata*, functional response, prey selectivity, feeding behavior.

Introducción

Las interacciones depredador-presa son un fenómeno común en la naturaleza. Estas han sido y son estudiadas entre diferentes grupos notablemente grandes de mamíferos, aves, reptiles, anfibios y algunas especies de peces (Krebs, 1993). En invertebrados, las abundancias cíclicas de presas con relación a la población de depredadores están bien documentadas. En ecosistemas acuáticos, la importancia de los ciclos depredador-presa están actualmente recibiendo importancia porque, en adición a la competencia, la depredación estructura a las comunidades (Kerfoot y Sih, 1987). Aunque esto puede aparentar que el efecto de la depredación sobre una población de presas es siempre perjudicial, en el largo proceso, esto no es así. En densidades altas la depredación reduce el impacto del incremento de la competencia intraespecífica, de este modo, se permite que la población de presas persista en el ambiente (Begon *et al.*, 1990).

El zooplancton es objeto de depredación por invertebrados (*e.g.*, rotíferos, copépodos e insectos acuáticos) y vertebrados (*e.g.*, larvas de peces y anfibios). Mientras que los invertebrados depredadores prefieren presas de tamaño pequeño (Dumont *et al.*, 1990), los vertebrados, siendo usualmente depredadores visuales prefieren organismos más grandes (Brooks y Dodson, 1965). En consecuencia, las presiones de depredación antagónicas juegan un importante papel en el tamaño y en la estructura de la comunidad zooplanctónica. Ha sido demostrado que, en la fase de alta presión de depredación por parte de los peces, hay una reducción significativa en el tamaño del cuerpo de los rotíferos (Duncan, 1984) mientras que estos, en presencia de invertebrados depredadores, particularmente, *Asplanchna* y copépodos, son significativamente grandes, ocasionado principalmente por un incremento en la longitud de las espinas posteriores (Williamson, 1987).

Para entender el papel de la depredación sobre la estructura de la comunidad de zooplancton, es necesario considerar el comportamiento de alimentación del depredador. La conducta alimenticia de los depredadores está documentada para

vertebrados superiores como aves y mamíferos (Krebs y Davies, 1991). Sin embargo, en ambientes acuáticos, los peces son ampliamente usados como organismo-modelo para estudios de conducta alimenticia; muchos de estos modelos están basados en larvas de peces. La razón de esto es que la cría de estadios tempranos de larvas de peces continúa siendo una limitante para una acuicultura exitosa y su sobrevivencia en la naturaleza (Escalera-Vázquez *et al.*, 2018). De hecho, dos aspectos en la alimentación de larvas de peces son generalmente consideradas importantes: el tiempo tomado por una ingestión eventual por el pez y la energía neta ganada por el pez durante este proceso. Mientras que la energía ingerida por el pez puede ser medida en términos de tamaño del cuerpo e incremento en peso, el tiempo tomado durante la ingestión de una presa es medido en una serie de eventos continuos. Muchos de estos trabajos faltan por ser estudiados en diferentes especies de peces, existe información sobre peces de consumo comercial sin embargo en peces de ornato son escasos (Dominguez-Dominguez *et al.*, 2002; Escalera-Vázquez *et al.*, 2018).

El guppy, *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) es una especie de amplio uso con hasta 30 morfotipos diferentes en cultivo, son modelo de estudio en ecología y biología evolutiva (Nico *et al.*, 2015), acuicultura ornamental e incluso utilizada como control biológico de mosquitos, por lo cual se ha introducido en ambientes distintos al de su origen (Devezé Murillo *et al.*, 2004). Se ha registrado distintas formas en como la introducción de *P. reticulata* afecta a las comunidades naturales, desde ser considerada como una plaga potencial, afectación por competencia de especies nativas en peligro de extinción como ciprínidos y goodeidos, hasta la hibridación con especies nativas, como *Xiphophorus helleri* y *Poecilia mexicana* (GISD, 2006; Froese y Pauly, 2015; Valero *et al.*, 2008).

Problemas de cultivo de especies ornamentales

- 1 En muchas prácticas acuícolas, existe una gran mortalidad de larvas de especies de peces cultivables y es considerada como un problema

importante (Juanes, 1994). Uno de los medios para reducir la mortalidad larvaria es usar zooplancton como la dieta. Durante las etapas larvales iniciales (es decir, después de la absorción del saco vitelino) el alimento vivo como especies de *Brachionus* o *Moina* es ampliamente empleado, sin embargo, la aceptabilidad de una presa por las larvas generalmente depende de su tamaño de la boca (Rao, 2003).

- 2 En comparación con especies comestibles las dietas preparadas para peces de ornato son pocas, varias compañías se enfocan en peces comestibles y en ornato no puesto que existe una gran mortalidad en etapas tempranas. Deben estar bien alimentados hasta el momento de la compra (Prang, 2007).
- 3 Para los peces de ornato lo más importante es mantener su color y estar activos, mientras que los utilizados como alimento es la calidad de carne (Velasco-Santamaría y Corredor-Santamaría, 2011)
- 4 Los peces cultivados para alimentación no presentan problema de exportación, y los de ornato sufren problemas de aduanas. Por eso no se ha desarrollado técnicas de alimentación para replicarlas en otros países. La estrategia es local, la información es necesaria para cada región (Tamaru y Ako, 1999; Tamaru *et al.*, 2001).
- 5 Dos tipos de peces en ornato, vivíparos y ovíparos. Los que nacen ovíparos el tamaño es muy pequeño por lo que su estrategia de alimentación es diferente. Las vivíparas el tamaño es relativamente más grande y posiblemente el alimento vivo que consumen es diferente al ovíparo (James y Sampath, 2003; Chong *et al.*, 2004).
- 6 El alimento seco en pellets es comúnmente utilizado para etapas tempranas los rangos de tamaños utilizados de forma general se dan de tamaños de 0.6 a 1.6 mm sin embargo la supervivencia y calidad de los peces de ornato se incrementa al utilizar alimento vivo

Aspectos alimenticios

Aspectos de comportamiento alimenticio para peces comestibles y no en peces de ornato, peces comestibles usan alimento vivo principalmente como pulga de agua *Moina*, y cladóceros. El tamaño del zooplancton es también una de las variables importantes que determinan su especificidad como alimento para peces larvales. El espectro de tallas del zooplancton de agua dulce puede variar desde 50 μm . a 3000 μm . el tamaño de la boca de varias especies de larvas de peces de menos de dos semanas de edad, tienen un rango mucho más estrecho (50 – 350 μm), lo que limita la utilización de zooplancton (Gerking, 1994). En este sentido la realización de estudios de comportamiento en la alimentación larvaria de peces ha proporcionado información sobre varias características de las interacciones presa-depredador que podría ser aplicable para la crianza exitosa de peces (Juanes, 1994). En una última etapa de crecimiento de los peces, otros grupos de zooplancton como rotíferos son utilizados para alimentarlas.

Los peces de ornato crecen lento, su talla debe ser pequeña para mantenerse en peceras. Por eso deben mantenerse con alimento vivo más pequeño como *Ceriodaphnia*. Las larvas de peces son predominantemente depredadores visuales, por lo tanto, seleccionan activamente presas de mayor tamaño de una mezcla de diferentes especies de zooplancton, también muestran una variedad de comportamientos y movimientos al atacar o capturar a sus presas (Sarma *et al.*, 2003). Cuando un tamaño de alimento como rotíferos es pequeño presenta un problema de cultivo dado el mantenimiento sustentable de rotíferos. No aguantan más de dos días sin alimento y la calidad del alimento reducida se reproducen asexualmente y se va abajo el cultivo (Nandini y Sarma, 1998). Se debe estudiar la preferencia de las especies preferencia de los peces de ornato, usando la herramienta de comportamiento alimenticio.

Con respecto a su ecología alimentaria se conoce que, en la etapa adulta en ambientes naturales tanto de poblaciones naturales como introducidas, es una especie que consume algas, larvas de invertebrados y detritus bentónico (CABI, 2015). En laboratorio y en cultivo masivo la alimentación de adultos y juveniles consiste principalmente de hojuelas procesadas y algunos cladóceros (Dussault y

Kramer, 1981).

En la fase juvenil (larval) de *Poecilia reticulata* se reconoce una peculiar capacidad adaptativa poblacional, al presentar mortalidades muy altas en ambientes donde sus depredadores son pequeños, característica de ambientes donde fue introducida la especie (Reznick *et al.*, 1996; Arendt *et al.*, 2005).

En acuicultura es precisamente la cría de estadios tempranos de juveniles de una limitante para su cultivo exitoso, dada su alta mortalidad y considerando su alto rendimiento económico como recurso de ornato (Devezé Murillo *et al.*, 2004). Siendo este tipo de cultivo aún más rentable incluso que el destinado a consumo humano (Rodríguez Gómez *et al.*, 2001). Existe información sobre la alimentación de diferentes especies de peces de consumo comercial sin embargo en peces de ornato son escasos los trabajos (Dominguez-Dominguez *et al.*, 2002).

En la acuicultura es fundamental el conocimiento de los requerimientos alimenticios de las etapas larvales y juveniles, pues son estas fases determinantes del crecimiento y sobrevivencia como base del éxito de cultivo. Particularmente 3 momentos son críticos, en la fase temprana de vida, el tipo de alimento, su disponibilidad y la concentración o cantidad adecuada (Rodríguez Gómez *et al.*, 2001).

Justificación

Entender la conducta alimenticia del depredador es un prerequisite para su exitosa utilización en cultivo (Lazarro, 1987; Rao, 2003). En México, el guppy (*Poecilia reticulata*) es una especie utilizada económicamente sin embargo en su cultivo existe problemas de alta mortalidad en la etapa larval dada la falta de información sobre su conducta alimenticia (CABI, 2015).

La preferencia de compradores está relacionada a la elección de diferentes morfotipos en este sentido los productores y vendedores utilizan diferentes nombres para la

descripción y a veces mezclan dos o tres tipos de morfos semejantes y son vendidos en el mercado. Los estudios referidos a esta mezcla poblacional no reflejan la información de cada uno de los morfotipos. Dependiendo del morfotipo la mortalidad de la misma especie del pez de ornato puede variar, entonces la mortalidad es atribuida al tipo de comida que se les provee por el productor, ya que solo es dado pocos tipos de alimento. Y el morfotipo es discriminado para su producción, aunque su costo de venta sea bueno. Es posible que con la selectividad de presa como herramienta se puede proponer nuevos tipos de alimentos para morfotipos de peces de ornato.

Generalmente se han trabajado especies de acuicultura de ornato utilizando un solo morfotipo, dada la gran variabilidad morfotípica de *Poecilia reticulata*, y considerando sus diferentes características dado el morfotipo, la tasa de incremento somático, tasa de consumo y comportamiento alimenticio (encuentro, ataque, ingestión y rechazo de presa) pueden variar entre diferentes morfotipos de la misma especie, datos disponibles basados en un solo morfotipo no son utilizados a todos los morfotipos, de tal manera que los resultados del presente trabajo pueden proporcionar información con una posibilidad de uso más amplia.

Antecedentes

Actualmente se cultivan alrededor de 160 especies de peces de ornato en 23 estados de México (SAGARPA, 2018). Para producirlos se utilizan alrededor de 50 tipos de alimentos de entre los cuales el alimento vivo es solo una porción reducida.

Con la publicación de Brooks y Dodson (1965) sobre la depredación selectiva del tamaño del pez y su efecto para eliminar a los cuerpos grandes y fácilmente capturables de especies de presas de los ecosistemas, numerosas publicaciones han aparecido en la literatura (Zaret, 1980; Nandini y Sarma, 1998). Estas están generalmente enfocadas en la conducta alimenticia de larvas de peces.

En general, en estudios zooplanctónicos las palabras ramoneadores y depredadores son frecuentemente encontradas. La convención generalmente aceptada es: para aquellas que se alimentan de fitoplancton son llamados ramoneadores (e.g. *Daphnia*, *Brachionus*) y aquellos que se alimentan de zooplancton son llamados depredadores (e.g. larvas de pez, *Asplanchna*), pero estas distinciones no siempre son seguidas.

Los depredadores responden a un incremento en la población de la presa siguiendo dos caminos. El número de presas consumidas incrementa con la creciente disponibilidad de presas hasta que el depredador se satisface (respuesta funcional) y este incremento de consumo de presas es finalmente reflejado en un incremento en el rendimiento reproductivo (respuesta numérica) (Pianka, 1983).

El valor energético del alimento para un depredador depende de la abundancia de la presa y la facilidad con la que puede ser capturada. La relación entre una tasa de consumo individual y la densidad de alimento es conocido como respuesta funcional de consumo (Solomon, 1949). La respuesta funcional mostrada por muchos organismos cae dentro de las siguientes tres categorías: Respuesta funcional de Tipo 1; Respuesta funcional de Tipo 2 y Respuesta funcional de tipo 3 (Holling, 1966; Hassell *et al.*, 1977).

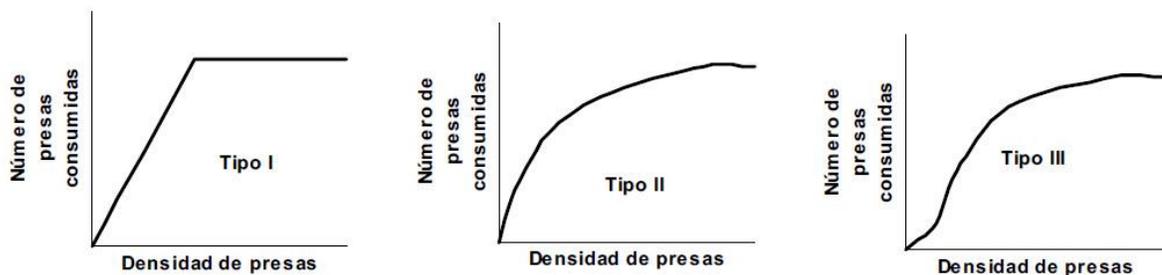


Figura 1. Respuesta funcional de Tipo I, Tipo II y Tipo III, segúnHolling (1959).

Cuando un depredador encuentra una variedad diversa de presas, este escoge preferencialmente a alguna de estas, dependiendo de varias características de la presa, así como el tamaño de la boca y su nivel de hambre. Las presas seleccionadas son consumidas entonces en altas densidades (Sarma *et al.*, 2003). Generalmente las

larvas de peces nacen mediante oviparidad y presentan tamaños de boca pequeña en comparación con los vivíparos, por ejemplo, el tamaño de la boca de la mayoría de peces comestibles varía entre 50 y 300 μm , por otro lado, peces vivíparos como los de la familia Goodeidae presentan tamaños de boca entre 200 a 400 μm . Entonces los peces de boca pequeña prefieren rotíferos y los de boca grande prefieren cladóceros (Nandini y Sarma, 2000).

- ▶ Greene (1983) ha mencionado cinco componentes secuenciales en el comportamiento alimenticio de un depredador. Estas son:
- ▶ Búsqueda (S) - Encuentro (E) - Ataque (A) - Captura (C) - Ingestión (D)
- ▶ Un estadio adicional frecuentemente no documentado es el Rechazo (R) de la presa después de su captura. El rechazo (R) podría ser debido a varias razones como saciedad del depredador (Khadka y Rao, 1986), morfología de la presa (Sarma, 1993) o sabor (Felix *et al.*, 1995).

Objetivos

Objetivo general

Cuantificar el efecto de la depredación de larvas de *Poecilia reticulata* sobre la densidad de presas bajo condiciones de laboratorio mediante el comportamiento alimenticio, respuesta funcional y selectividad de presa.

Objetivos particulares

- 1) Cuantificar la respuesta funcional de 4 morfotipos de *Poecilia reticulata* usando 2 tipos de presa *Brachionus calyciflorus* y *Moina macrocopa*.
- 2) Determinar la selectividad de presa de 4 morfotipos de *Poecilia reticulata* utilizando 4 diferentes tipos de presa (2 especies de rotíferos (*Brachionus calyciflorus* y *B. havanaensis*) y 2 especies de Cladocera (*Moina macrocopa* y *Ceriodaphnia dubia*).
- 3) Determinar el comportamiento alimenticio de los 4 morfotipos de *P. reticulata*.
- 4) Determinar la relación morfométrica de crecimiento larval de los 4 morfotipos y la relación apertura de boca con la longitud patrón.

Hipótesis

Los cuatro morfotipos de *P. reticulata* utilizados y producidos comercialmente en cultivos de peces de ornato denominados guppy King cobra amarillo (cola amarilla), guppy King cobra rojo (cola roja), guppy azul metálico (guppy cola azul metálico) y guppy tuxedo (guppy cola negra) presentan formas morfológicas y de coloración diferenciadas las cuales han sido seleccionadas por selección artificial y aunado a esta condición presentan tipos morfológicos diferentes por lo que su respuesta funcional y selectividad de presas serán distintas dado la relación morfométrica funcional que presentan.

Material y Métodos

Producción de larvas de peces

La especie seleccionada *Poecilia reticulata* fue obtenida de un grupo de acuicultores del Estado de Morelos en cuatro morfotipos de edad conocida (iniciando desde la eclosión de larvas). Las larvas son depredadores visuales y estas han sido alimentadas y crecidas exitosamente a partir de cultivos de zooplancton (rotíferos y cladóceros). Las larvas de edad conocida serán mantenidas en medio EPA (USEPA, 1985) y aquellas con un nivel de hambre conocido serán utilizadas para los experimentos.

Producción de zooplancton

Se utilizaron cultivos masivos de zooplancton en laboratorio.

Rotífera: *Brachionus calyciflorus* y *B. havanaensis*, Cladocera: *Moina macrocopa* y *Ceriodaphnia dubia*. Las especies fueron aisladas del Lago de Xochimilco. Y un individuo partenogenético de cada especie fue aislado y cultivado separadamente utilizando el medio EPA. El medio EPA fue preparado diariamente disolviendo 96 mg de NaHCO₃, 60 mg de CaSO₄, 60 mg de MgSO₄ y 4 mg de KCl en 1 l de agua destilada. El alga verde *Chlorella vulgaris* se utilizó como alimento para las cepas y los cultivos masivos de zooplancton y tanto como para los experimentos. Las especies de zooplancton en los cultivos masivos fueron alimentadas con *Chlorella* a una densidad de 1×10^6 cel/ml. *C. vulgaris* fue cultivada en medio Bold en 2 L volúmenes en laboratorio (Borowitzka y Borowitzka, 1988). Las algas en su fase de crecimiento logarítmico fueron cosechadas, centrifugado a 2000 rpm por 5 minutos y después resuspendida en agua destilada y concentrada en un pequeño volumen de agua y guardado en refrigerador a 4°C. No fueron usadas algas mayores a una semana de edad.

Experimentos de laboratorio

Todos los experimentos se realizaron a cabo a temperatura del laboratorio (aprox. 23°C) y dependiendo de la naturaleza del experimento se proveerá de fotoperiodo. Los siguientes experimentos serán realizados:

1. Estudios de respuestas funcionales usando separadamente una especie de rotíferos (*B. calyciflorus*) y una de cladóceros (*M. macrocopa*).
2. Evaluación morfométrica de la larva de pez en relación a la edad: longitud standard, relación longitud boca-cuerpo de diferentes morfotipos.
3. Estudios conductuales: velocidad de nado, distancia de reacción y tiempo de manipulación.
5. Selección del tamaño de la presa en relación a diferentes morfotipos del depredador.

Diseño experimental

Respuesta funcional

Los individuos seleccionados de cada uno de los 4 morfotipos de *P. reticulata* fueron seleccionadas 2 individuos de edad conocida y además con 2 horas de inanición, fueron colocadas en un recipiente transparentes de 100 ml volumen conteniendo 50 ml de medio EPA y una de 2 especies de zooplancton (*B. calyciflorus* o *M. macrocopa*). Para la respuesta funcional de cada edad larvaria, utilizamos un total de 24 frascos de prueba (4 morfotipos x 2 especies de zooplancton X 3 réplicas) de prueba fueron utilizados para cada semana.

Para los 4 morfotipos separados en diferentes peceras se les mantuvo en condiciones óptimas de acuario y se esperó a que las hembras parieran, mientras se fue montado el ensayo de respuesta funcional en donde se dispusieron 2 individuos de cada morfotipo a la primera semana de eclosionados en frascos con medio EPA en 3 repeticiones los cuales contenían 6 densidades (4, 8, 16, 32, 64 y 128 ind./50ml) diferentes de *B. calyciflorus* y otro ensayo separado para *M. macrocopa* (Figura 2).

Los experimentos se realizaron a temperatura ambiente, pero bajo iluminación fluorescente difusa. Después de 30 minutos de alimentación se separaron las larvas de peces utilizando una malla de 2 mm de diámetro de apertura y los individuos restantes fueron fijados en formalina al 5 % de. Y posteriormente se cuantifico el número de individuos de zooplancton de cada vaso usando microscopio estereoscópico, la diferencia entre inicial y final se trató como el número de presas consumidas por 2 larvas de pez, con estos datos se derivó el promedio de presas consumidas por larva de una edad específica.

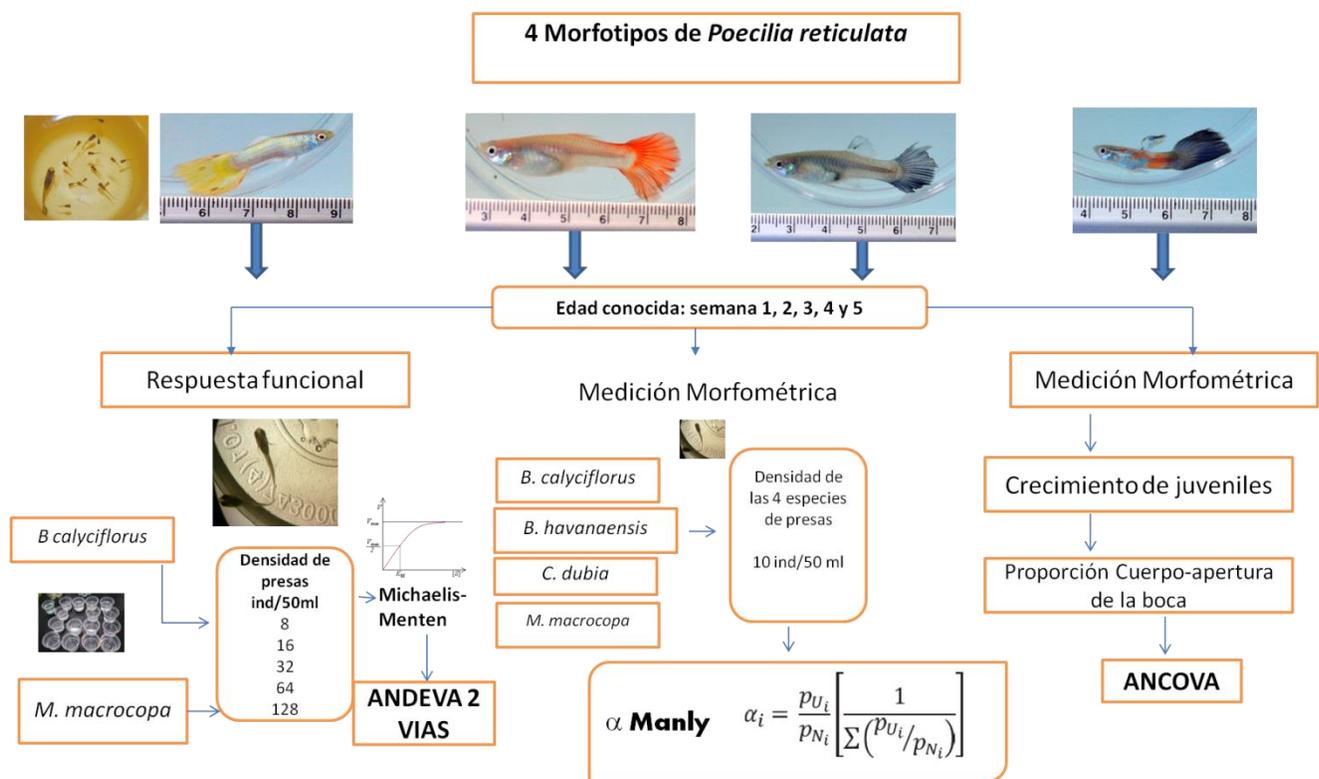


Figura 2. Diagrama de Flujo del curso procedimental experimental de todas las fases realizadas en el presente trabajo.

Dado que el tamaño de la presa difirió fuertemente (rotíferos: 160 μm de longitud lórica, sin espinas y cladóceros, *M. macrocopa* 800 μm), expresamos la cantidad de presa consumida en términos de biomasa. Para esto derivamos el peso seco de rotíferos y cladóceros utilizando los siguientes trabajos (Bottrell *et al.*, 1976; Ruttner-Kolisko, 1977).

Aplicación del índice de selectividad de presa Alfa de Manly (α) (Krebs, 1993).

Un índice útil para medir preferencia de presa por un depredador. Si el número de presas consumidas es pequeño comparado con aquellos disponibles (o si se están adicionando reemplazos como en experimentos de laboratorio)

$\alpha_i = r_i / n_i (1/\sum(r_j / n_j))$ donde,

α_i = Alfa de Manly para la presa tipo i,

r_i, r_j = proporción de presas tipo i o j en la dieta (i y j = 1, 2, 3 ...,m)

n_i, n_j = proporción de presas tipo i o j en el ambiente

m = número de tipos de presas posibles.

Si:

$\alpha_i = 1 / m$, alimentación no selectiva

$\alpha_i > 1 / m$, la especie i es preferida en la dieta, y,

$\alpha_i < 1 / m$, la especie i es evitada en la dieta.

Comportamiento Alimenticio

Las observaciones sobre el comportamiento de alimenticio fueron realizadas de la siguiente manera. Las larvas de peces fueron sujetas a un periodo de inanición por 2 horas y luego introducidos en un vaso de 100 ml con 50 ml de medio EPA. En el caso de los rotíferos y cladóceros fue por separado para cada morfotipo. Se observaron durante 10 minutos y fueron registradas la cantidad de encuentros (E), ataques (A), capturas (C) e ingestiones (I). Para cada morfotipo de pez utilizamos 5 larvas por presa tipo y todas las observaciones fueron tomadas el mismo día. Estos experimentos se repitieron semanalmente durante 5 semanas.

Morfometría

Se midieron la longitud estándar y el tamaño de la abertura de la boca utilizando un vernier digital con 0.01 mm de precisión. Estas medidas se tomaron todas las semanas durante el período experimental.

RESULTADOS

Respuesta funcional

Las curvas de respuesta funcional del morfotipo cola amarilla alimentada con *B. calyciflorus* a 6 densidades de presa diferentes durante las 5 semanas se presentan en la Figura 4. En general, en cualquier edad larvaria dada, el consumo de presa aumentó al aumentar la disponibilidad de presa hasta la densidad de presa de 64 ind/50 ml y más allá de esta densidad de presas, el consumo de presas alcanzó una meseta o asíntota. La edad larvaria tuvo un efecto significativo en el consumo de presas. Por ejemplo, las larvas de 2 semanas de edad consumieron un número significativamente mayor de *B. calyciflorus* en comparación con las larvas de otras edades. Las larvas de cinco semanas consumieron la menor cantidad de presas en comparación con otros grupos de edad. Para el consumo de *M. macrocopa* (Figura 5) el mayor consumo se da a la semana 4 y 5.

Para el morfotipo cola roja, se presentó un comportamiento muy parecido al anterior pues el mayor consumo de *B. calyciflorus* presenta una asíntota en todas las edades a una densidad de alimento de 64 ind./50ml y de igual forma en la semana 2 (Figura 6) presenta el mayor consumo, mientras que para el consumo de *M. macrocopa* (Figura 8) fue mayor en las semanas 4 y 5.



Figura 3. Morfotipo cola amarilla de *P. reticulata*.

Respuesta Funcional de *P reticulata* (cola amarilla) a la presa *B calyciflorus*

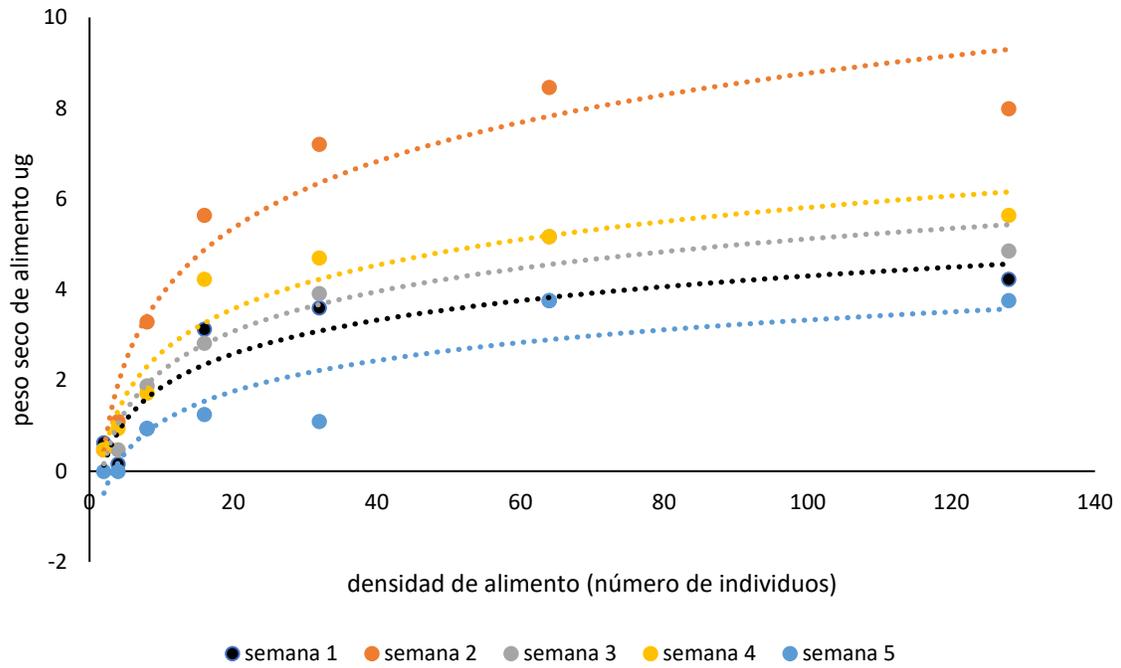


Figura 4. Respuesta funcional de la semana 1 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola amarilla con *B. calyciflorus* como alimento.

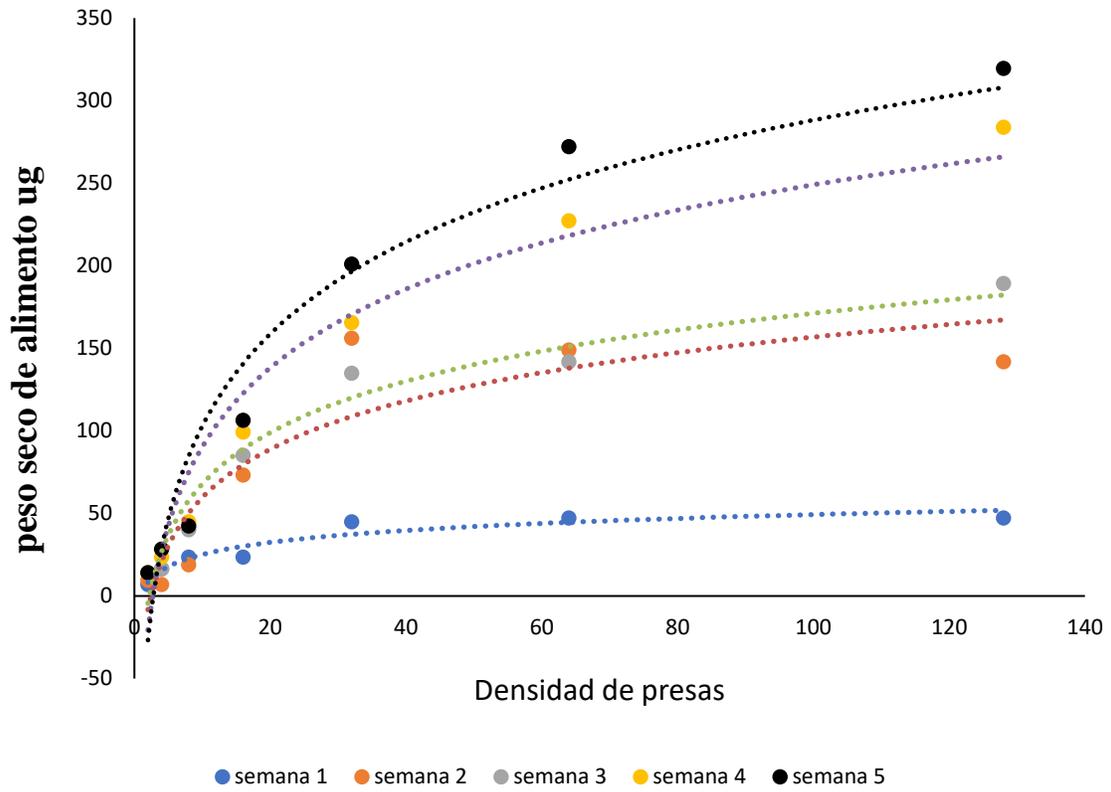


Figura 5. Respuesta funcional de la semana 1 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola amarilla con *M. macrocopa* como alimento.



Figura 6. Morfotipo cola roja de *P. reticulata*.

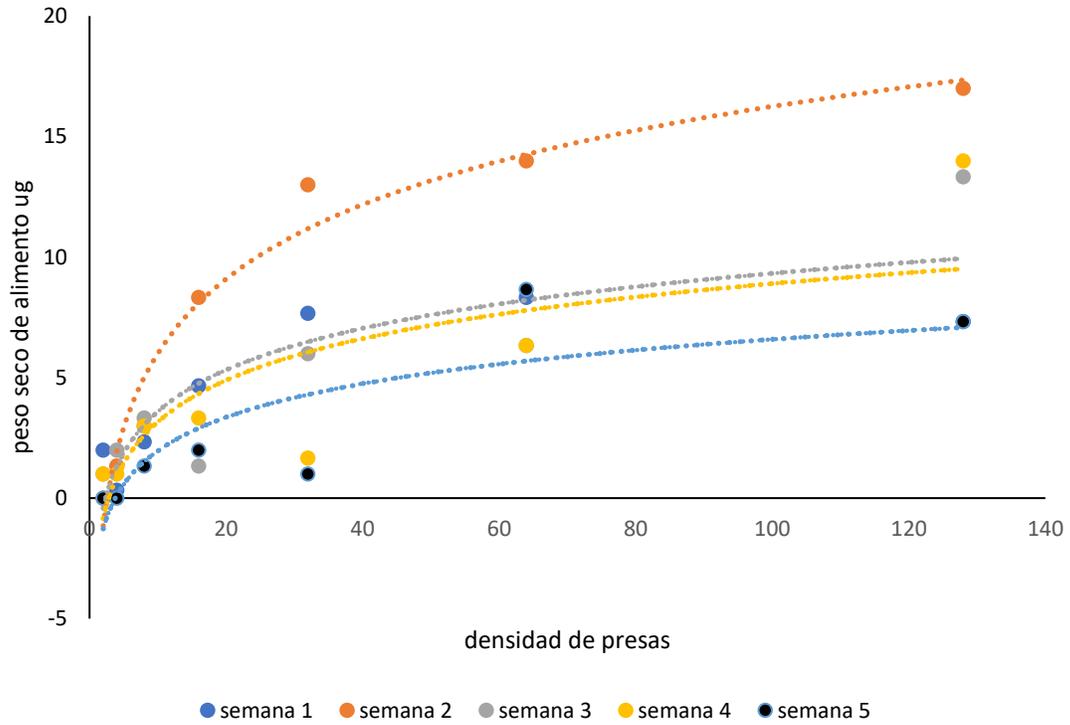


Figura 7. Respuesta funcional de la semana 1 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola roja con *B. calyciflorus* como alimento.

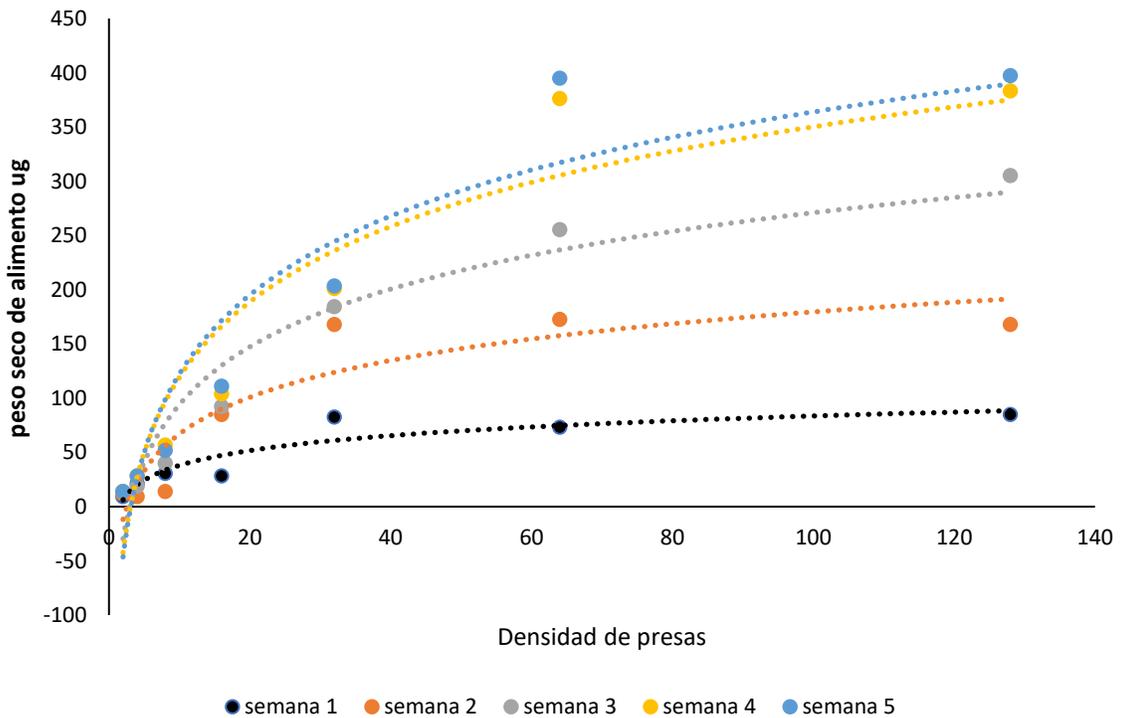


Figura 8. Respuesta funcional de la semana 1 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola roja con *M. macrocopa* como alimento

Las curvas de respuesta funcional del morfotipo cola azul alimentada con *B. calyciflorus* a 6 densidades de presa diferentes durante las 5 semanas se presentan en la Figura 10. En general, en cualquier edad larvaria dada, el consumo de presa aumentó al aumentar la disponibilidad de presa hasta la densidad de presa de 64 ind./50 ml y más allá de esta densidad de presas, el consumo de presas alcanzó una asíntota. La edad larvaria tuvo un efecto significativo en el consumo de presas. Sin embargo, para este morfotipo fue hasta la 3 semana de edad consumieron un número significativamente mayor de *B. calyciflorus* en comparación con las larvas de otras edades. El mayor consumo de *M. macrocopa* (Figura 11) se presentaron en las semanas 4 y 5.

Para el morfotipo cola negra, se presentó un comportamiento diferente a todos los demás pues el mayor consumo de *B. calyciflorus* presenta una asíntota en todas las edades a una densidad de alimento de 64 ind./ 50ml y de igual forma en la semana 5 (Figura 13) presenta el mayor consumo, mientras que para el consumo de *M. macrocopa* (Figura 14) este es mayor en la semana 4 y 5.



Figura 9. Morfotipo cola azul de *P. reticulata*

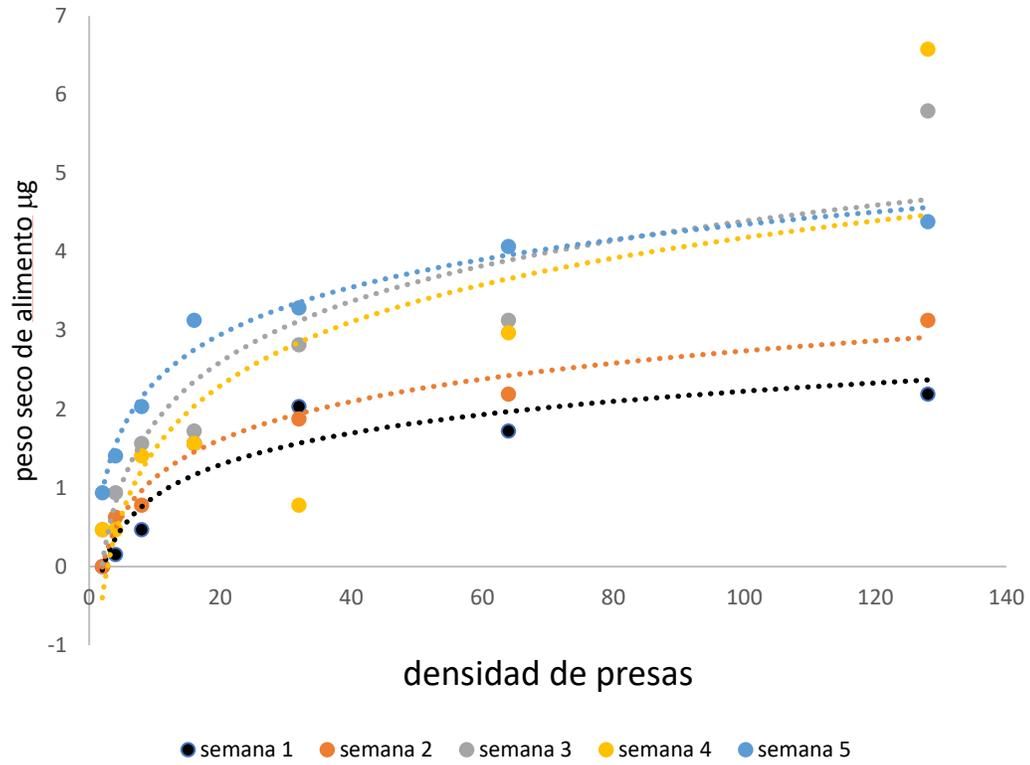


Figura 10. Respuesta funcional de la semana 1 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola azul con *B. calyciflorus* como alimento.

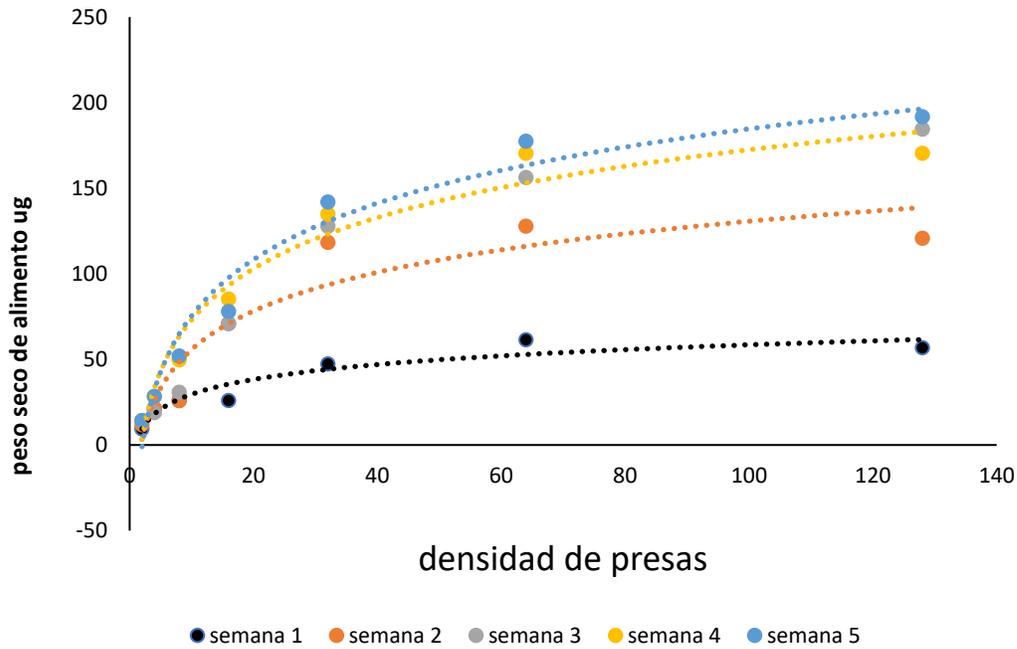


Figura 11. Respuesta funcional de la semana 1 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola azul con *M. macrocopa* como alimento.

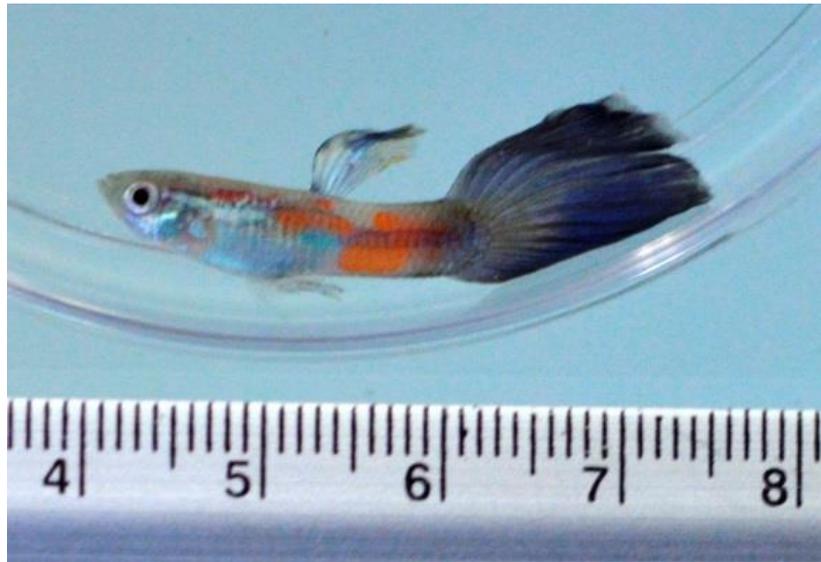


Figura 12. Morfotipo cola negra de *P. reticulata*.

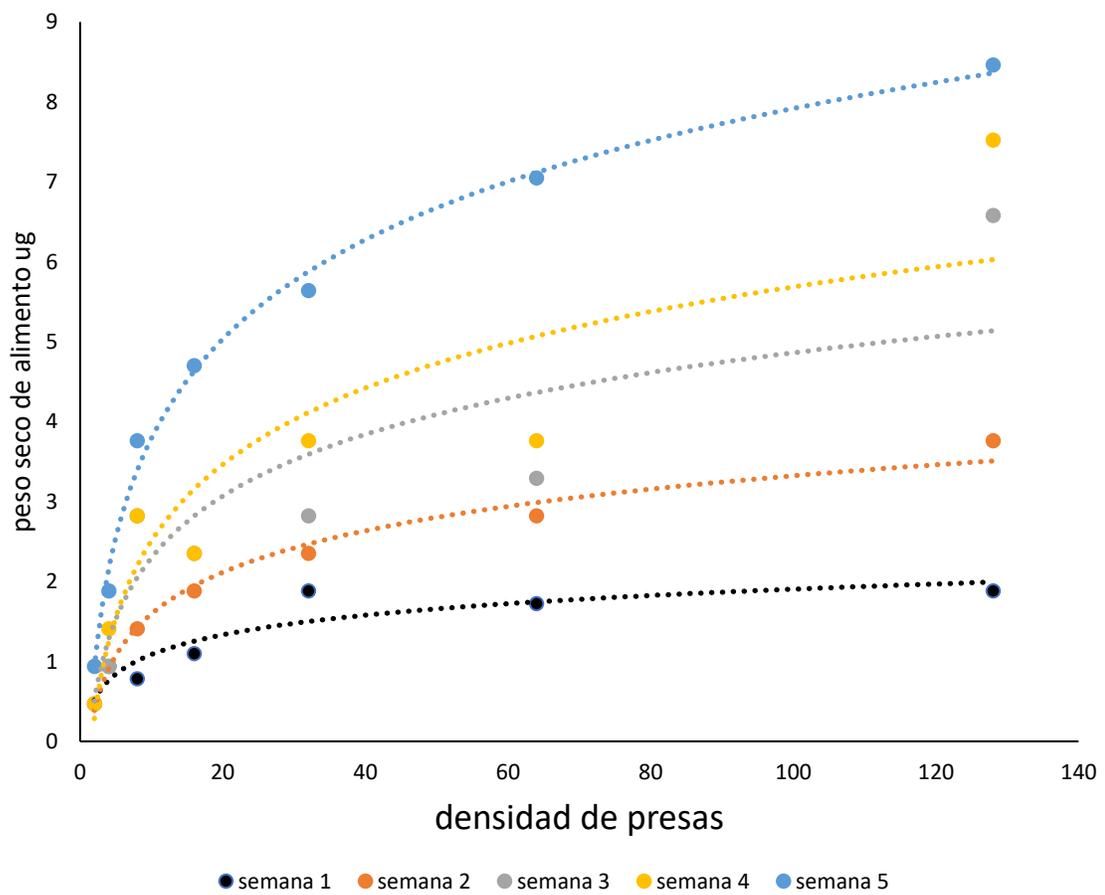


Figura 13. Respuesta funcional de la semana 0 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola negra con *B. calyciflorus* como alimento

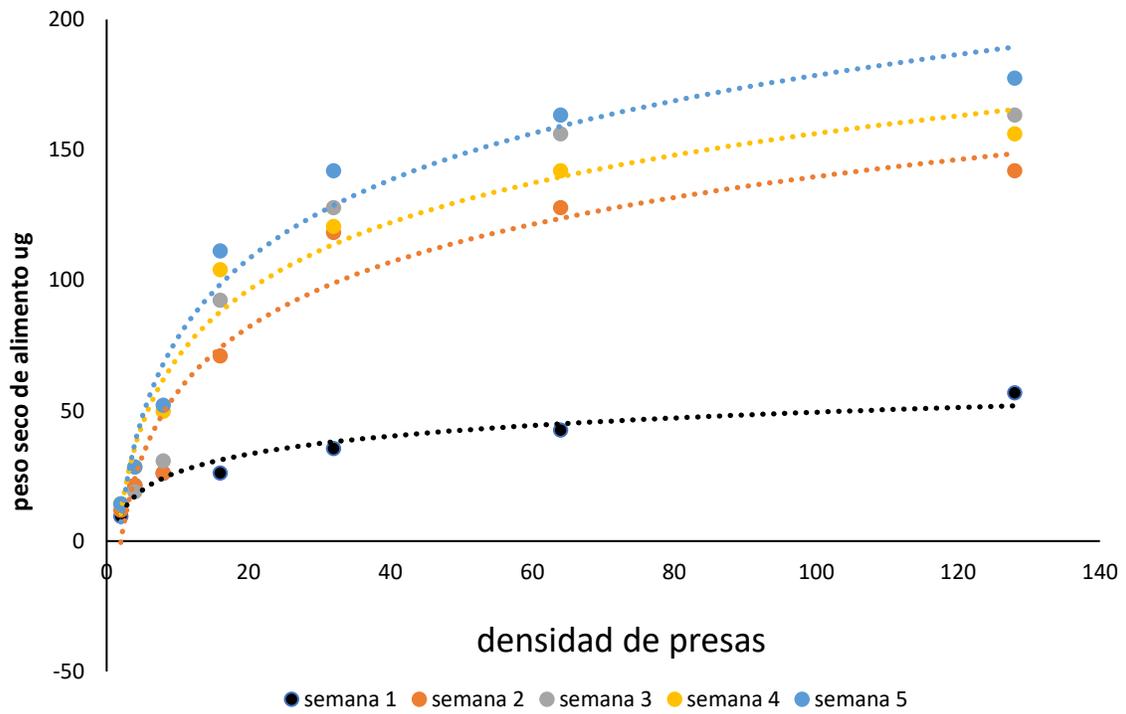


Figura 14. Respuesta funcional de la semana 0 a la 5 para *P. reticulata* morfotipo cola roja con *M. macrocopa* como alimento.

Tabla 1. Resultados de los Análisis Estadístico de ANDEVA de 2 vías. Se observan diferencias significativas entre los 4 morfotipos para las edades y la densidad de alimento. Colocar la tabla original

P reticulata cola amarilla presa *B. calyciflorus*

Normality Test (Shapiro-Wilk) Passed (P = 0.075)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
SEMANA		4	1017.853	254.463	103.067 <0.001
DENSIDAD DE PRESAS		6	2626.96	437.827	177.336 <0.001
SEMANA x DENSIDAD DE PRESAS		24	415.477	17.312	7.012 <0.001
Residual		140	345.648	2.469	

P reticulata cola roja presa *B. calyciflorus*

Normality Test (Shapiro-Wilk) Passed (P = 0.067)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
SEMANA		4	9687.753	224.463	148.087 <0.001
DENSIDAD DE PRESAS		6	25416.96	47.827	110.587 <0.001
SEMANA x DENSIDAD DE PRESAS		24	315.207	16.312	5.007 <0.001
Residual		137	324.858	3.469	

P reticulata cola azul presa *B. calyciflorus*

Normality Test (Shapiro-Wilk) Passed (P = 0.035)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
SEMANA		4	936.335	114.254	94.254 <0.001
DENSIDAD DE PRESAS		6	2154.558	358.354	225.25 <0.001
SEMANA x DENSIDAD DE PRESAS		24	399.254	22.545	10.254 <0.001
Residual		189	111.254	3.658	

Continuación tabla 1.

P reticulata cola amarilla presa *M. macrocopa*

Normality Test (Shapiro-Wilk) Passed (P = 0.068)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
SEMANA	4	1027.233	234.463	93.067	<0.001
DENSIDAD DE PRESAS	6	25896.96	434.827	110.236	<0.001
SEMANA x DENSIDAD DE PRESAS	24	394.477	15.312	8.312	<0.001
Residual	120	321.648	1.869		

P reticulata cola roja presa *M. macrocopa*

Normality Test (Shapiro-Wilk) Passed (P = 0.054)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
SEMANA	4	854.354	129.54	91.555	<0.001
DENSIDAD DE PRESAS	6	2510.96	398.254	163.222	<0.001
SEMANA x DENSIDAD DE PRESAS	24	327.258	23.221	9.225	<0.001
Residual	140	124.25	2.36		

P reticulata cola azul presa *M. macrocopa*

Normality Test (Shapiro-Wilk) Passed (P = 0.045)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
SEMANA	4	758.354	75.365	84.354	<0.001
DENSIDAD DE PRESAS	6	1865.324	360.254	210.25	<0.001
SEMANA x DENSIDAD DE PRESAS	24	406.254	24.354	9.254	<0.001
Residual	521	126.369	2.654		

Los datos sobre la selectividad de presas por el morfotipo larvario cola amarilla se muestran en la Figura 14. Los patrones de selección de presas diferían según la edad de las larvas. Durante las primeras semanas, los rotíferos *B. calyciflorus* y *B. havanaensis* se seleccionaron positivamente, mientras que las dos especies de Cladocera no fueron las preferidas. Por otro lado, durante la tercera semana, solo se prefirió a *B. havanaensis* y el resto de los tres elementos de presa no fueron seleccionados positivamente. Durante la cuarta semana, *M. macrocopa* y *C. dubia* se seleccionaron positivamente y no se prefirieron los rotíferos.

Resultados de selectividad de presas para el morfotipo cola amarilla de *P. reticulata* con *B. calyciflorus*, *B. havanaensis*, *M. macrocopa* y *Ceriodaphnia dubia* como alimento durante 5 semanas.

Selectividad de presas de *P. reticulata* (cola amarilla)

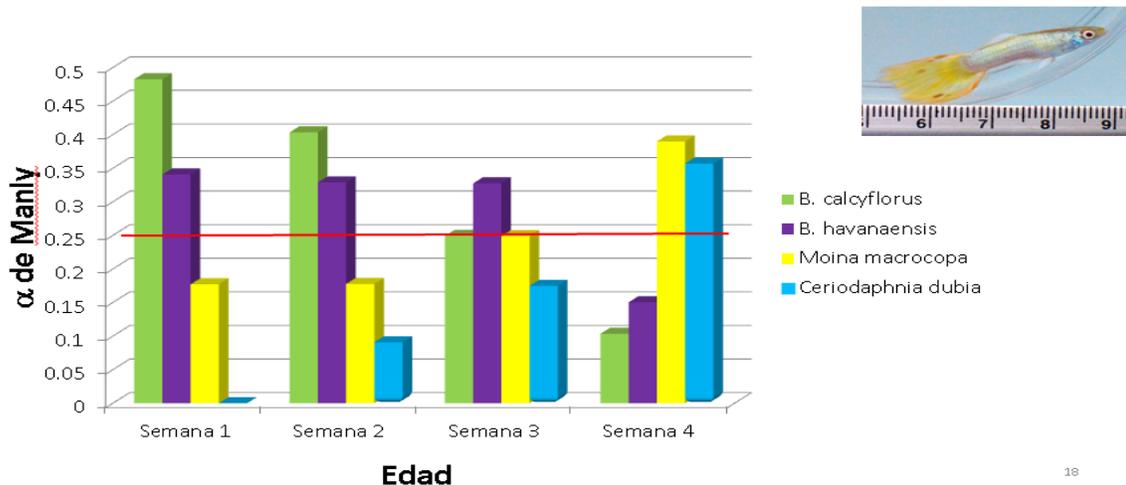


Figura 15. Se muestra la selectividad de presas para el morfotipo cola amarilla, expresadas en la escala de Manly. La línea roja corresponde al límite de significancia de 0.25

Resultados de selectividad de presas para el morfotipo cola roja de *P. reticulata* con *B. calyciflorus*, *B. havanaensis*, *M. macrocopa* y *Ceriodaphnia dubia* como alimento durante 5 semanas.

Selectividad de presas de *P. reticulata* (cola roja)

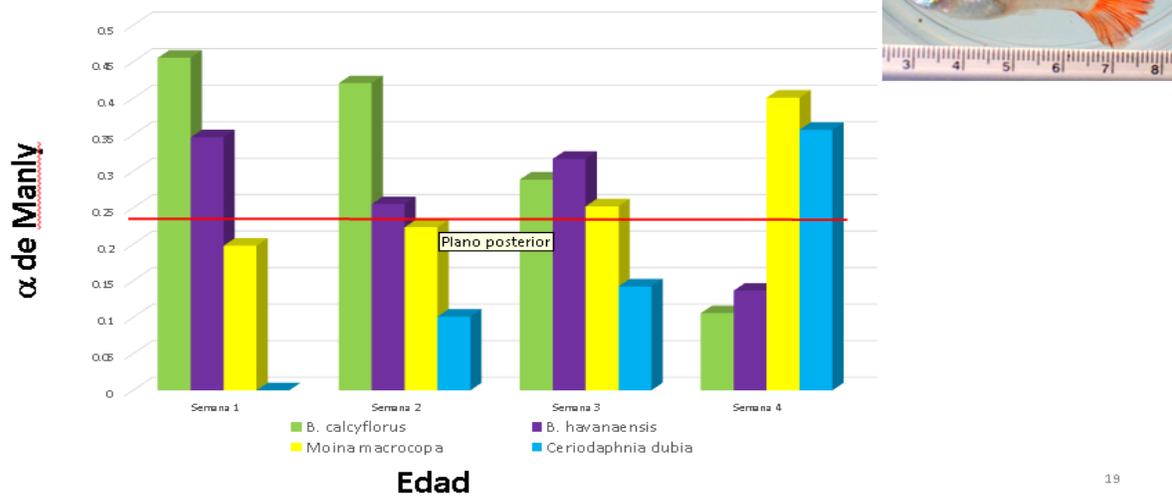


Figura 16. Se muestra la selectividad de presas para el morfotipo cola roja, expresadas en la escala de Manly. La línea roja corresponde al límite de significancia de 0.25

Resultados de selectividad de presas para el morfotipo cola azul de *P. reticulata* con *B. calyciflorus*, *B. havanaensis*, *M. macrocopa* y *Ceriodaphnia dubia* como alimento durante 5 semanas.

Selectividad de presas de *P. reticulata* (cola azul)

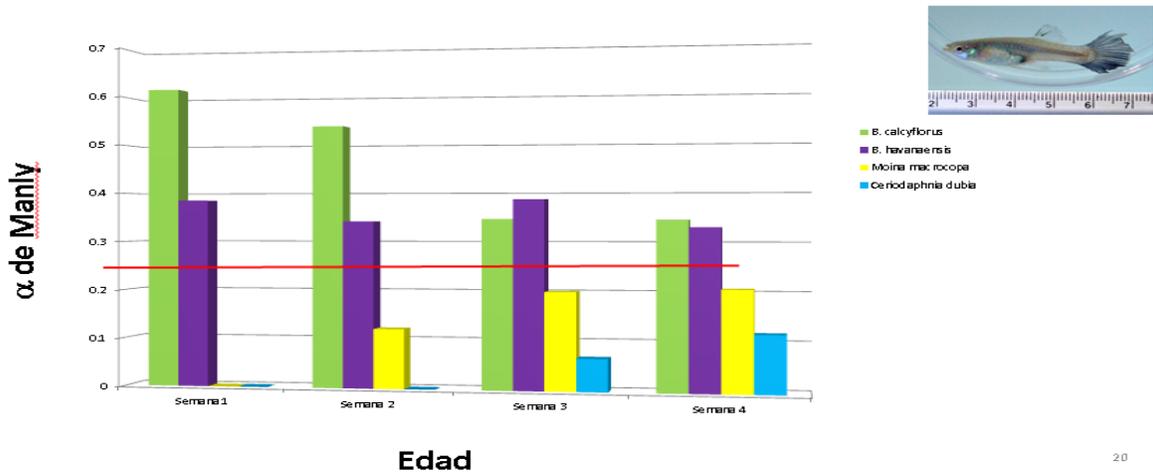


Figura 17. Se muestra la selectividad de presas para el morfotipo cola azul expresadas en la escala de Manly. La línea roja corresponde al límite de significancia de 0.25

Resultados de selectividad de presas para el morfotipo cola negra de *P. reticulata* con *B. calyciflorus*, *B. havanaensis*, *M. macrocopa* y *Ceriodaphnia dubia* como alimento durante 5 semanas.

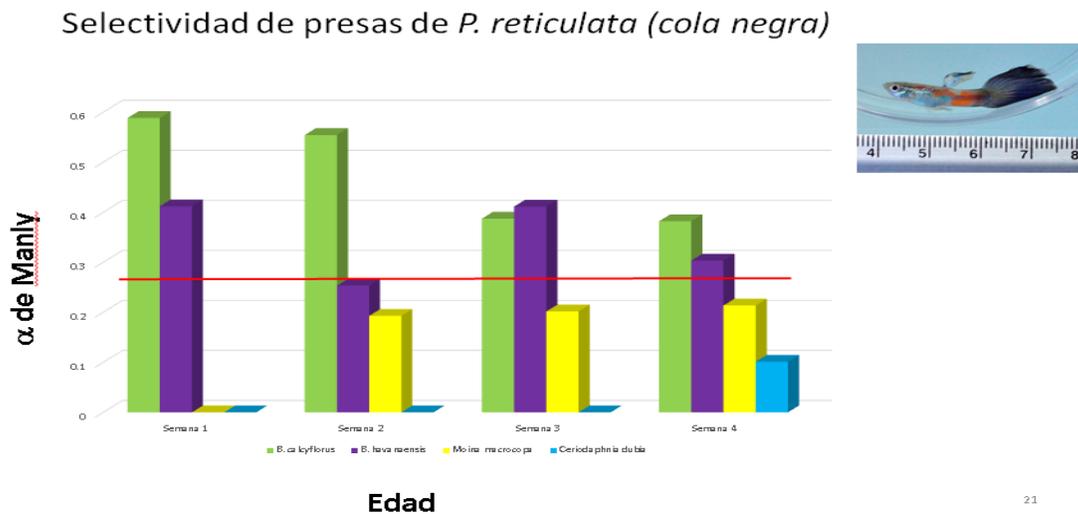


Figura 18. Se muestra la selectividad de presas para el morfotipo cola negra expresadas en la escala de Manly. La línea roja corresponde al límite de significancia de 0.25

Resultados de morfometría clásica de crecimiento y la relación longitud patrón contra longitud de la boca para los cuatro morfotipos de *P. reticulata*.

Morfotipo	Intercepto	Pendiente
Amarillo	3.32	1.59
Rojo	3.59	1.44
Azul	3.54	0.95
Negro	3.80	0.92

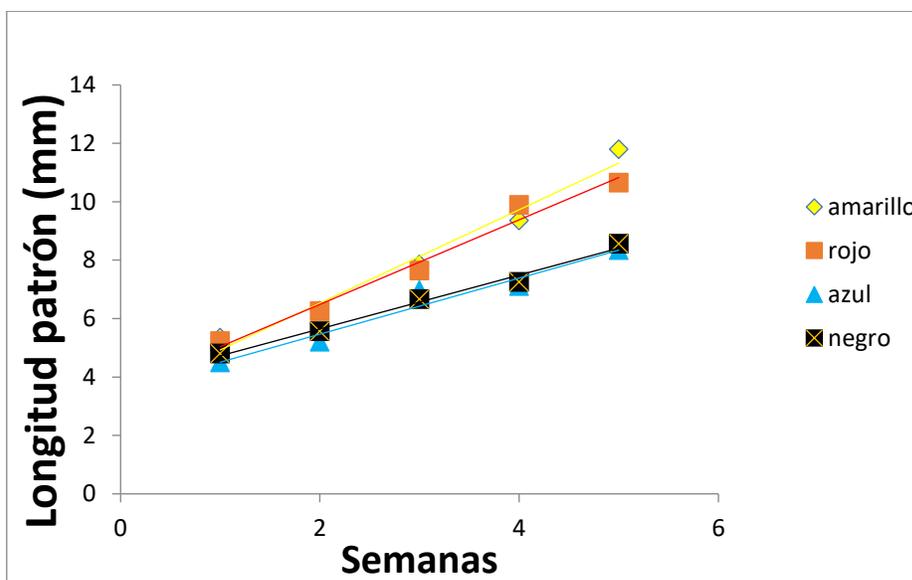


Figura 19. Relación de Tamaño (LP) con respecto a la edad en semanas de los cuatro morfotipos de *P. reticulata*.

Morfotipo	Intercepto	pendiente
Amarillo	-0.18	1.04
Rojo	-0.21	1.07
Azul	-0.47	1.26
Negro	-0.61	1.39

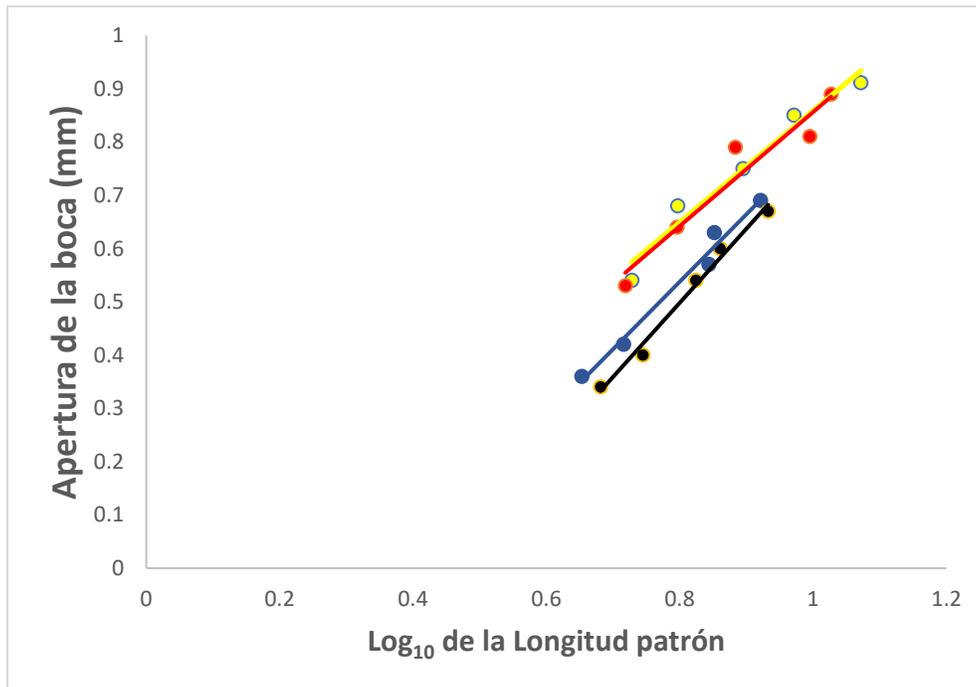


Figura 20. Relación de tamaño (LP) con respecto a la apertura de la boca de los cuatro morfotipos de *P. reticulata*.

Análisis de pendientes ANCOVA

Tabla 2. Resultados de Análisis de ANCOVA para la longitud patrón con respecto a las semanas de duración del experimento de los 4 morfotipos de *P. reticulata*.

	Suma de cuadrados	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
SEMANAS	60.6883	1	60.6883	428.19	0.001
Interceptos	11.893	3	3.96434	27.97	0.001
Pendientes	3.52595	3	1.17532	8.29	0.003
Model	76.1073	7			

Tabla 3. Resultados de Análisis de ANCOVA para la relación longitud patrón con respecto a la apertura de la boca de los 4 morfotipos de *P. reticulata*.

	Suma de cuadrados	Df	Cuadrado de medias	Rango-F	P-Value
Longitud Patrón	0.480157	1	0.480157	499.65	0.001
Interceptos	0.0640765	3	0.0213588	22.23	0.001
Pendientes	0.00409005	3	0.00136335	1.42	0.285
Modelo	0.548323	7			

Resultados de comportamiento alimenticio para los cuatro morfotipos de *P. reticulata* con dos tipos de alimento.

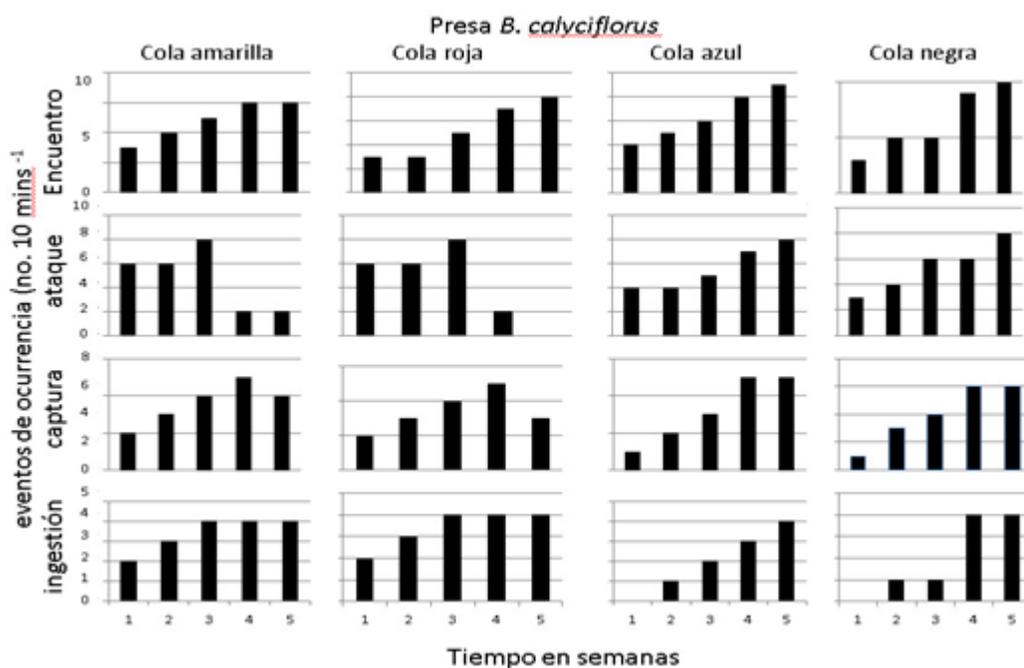


Figura 21. Componentes del comportamiento alimenticio de 4 morfotipos de *P. reticulata* sobre la presa *B. calyciflorus*.

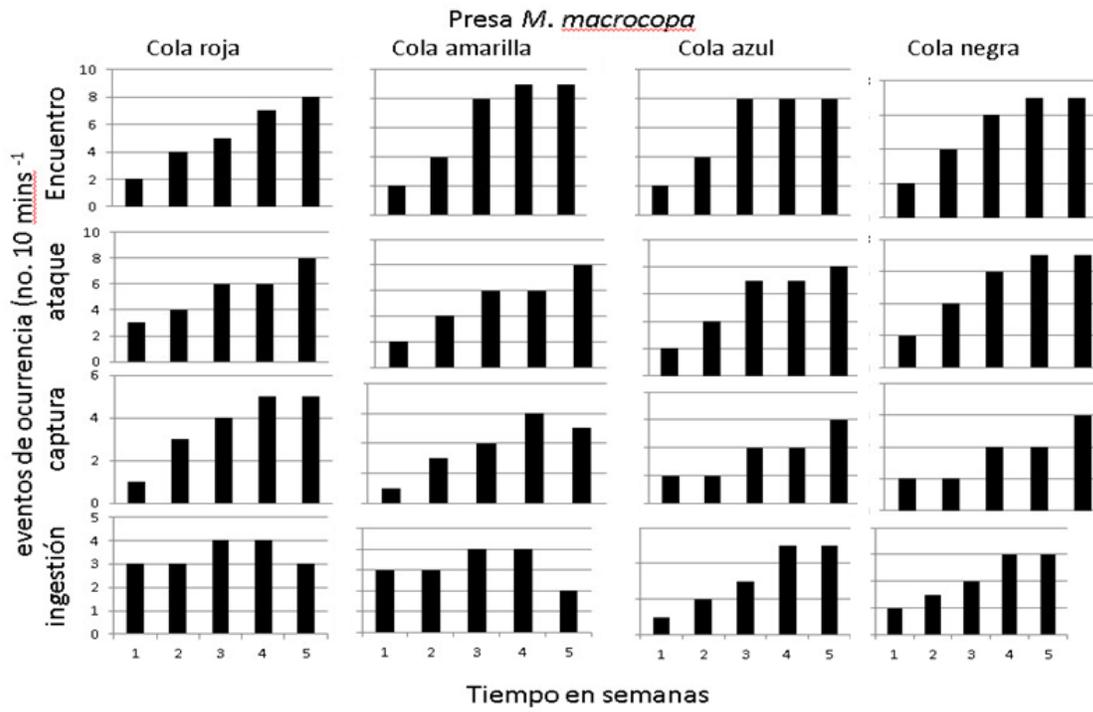


Figura 22. Componentes del comportamiento alimenticio de 4 morfotipos de *P. reticulata* sobre la presa *M. macrocopa*.

Discusión

Se han realizado trabajos en diferentes especies de peces sobre la respuesta funcional de los depredadores con el fin de expresar la influencia del comportamiento de los enemigos naturales como individuos sobre la dinámica poblacional, así como la capacidad de los propios depredadores a responder a las características biológicas y ecológicas de sus presas siendo esto un factor determinante en la acuicultura de ornato para la cría y éxito de sobrevivencia en especies cultivadas (Dussault y Kramer, 1981). En este sentido se han estudiado dicha respuesta en especies comerciales de cultivo de ornato con éxito. Sin embargo, en el presente trabajo por tratarse de una especie con un potencial de cultivo particular, y cuyos morfotipos comerciales presentan diferentes tasas de mortalidad en etapas de crecimiento larval ya demostradas. Resulta importante la implementación de reconocer las diferencias expresadas de forma experimental en los patrones de respuesta funcional para los 4 morfotipos utilizados en nuestro diseño experimental.

Según nuestros resultados para los morfotipos cola amarilla, cola roja, cola azul y cola negra, alimentadas con *B. calyciflorus* y con *M. macrocopa* su consumo aumenta conforme se incrementa la densidad de presas disponible alcanzando una asíntota general a una densidad de 64 ind./50 ml, siendo evidente que el consumo no aumenta, aunque la densidad de presas sea superior a esta densidad. Este dato constituye un elemento importante en la disminución de los costos de alimentación en el cultivo extensivo de la especie. Dadas las características del diseño experimental, para el morfotipo cola amarilla alimentada con *B. calyciflorus* y *M. macrocopa* existen diferencias significativas $p=0.001$ entre las respuestas a diferentes edades de crecimiento y a diferentes densidades de presa.

De igual manera para el morfotipo cola roja alimentada con *B. calyciflorus* y *M. macrocopa* también muestra la misma característica al mostrar diferencias significativas según su edad y consumo de presas. Los morfotipo cola azul y cola negra presentaron un comportamiento semejante pero las diferencias en la intensidad tienen una relación directa según el tipo de morfotipo.

En este estudio, la respuesta funcional de *Poecilia reticulata* definida como “como la tasa específica de ingesta de alimentos (biomasa de un zooplanctonte) en función de la densidad de alimento en el medio” (Morozov y Arashkevich, 2008), indicó que los distintos morfo tipos del guppy respondieron de forma muy significativa ($p < 0.01$) y similar a la densidad de presa (curvas de tipo II y III), aunque en magnitud según el morfo tipo. Este comportamiento funcional parece ser común, coincidentemente, para diversos tipos de depredadores acuáticos de acuerdo con variadas investigaciones (Mayer y Wahl, 1996).

Sin embargo, los depredadores zooplanctónicos pueden modificar su comportamiento de alimentación en respuesta a la disponibilidad de presas y la presencia de depredadores. Al respecto, la “teoría de la alimentación óptima” predice que tal comportamiento origina una respuesta funcional tipo II para recolectores pasivos y un respuesta tipo III para recolectores activos (Kjørboe *et al.*, 2018; Morozov y Arashkevich, 2008). En general, la respuesta funcional del zooplancton, muestra diferencias en patrones de comportamiento en laboratorio para la misma especie (Morozov y Arashkevich, 2008). En particular, puede surgir un tipo de respuesta sigmoidea para todas las poblaciones, incluso cuando la respuesta de especies individuales no es sigmoide (curvas de tipo II y III).

Las curvas de respuesta funcional muestran a la tasa de captura como una función de la densidad de presa y se pueden utilizar, junto con la “teoría de la dieta óptima” (aquella que provea el mayor consumo de energía en el menor tiempo), para predecir el comportamiento alimenticio de los depredadores. Ello implica que los depredadores deben de maximizar su consumo energético mediante el consumo del recurso más benéfico. El modelo predice que el depredador ignorará presas con bajo beneficio cuando se encuentra en presencia de alimento más abundante y de mayor beneficio energético (Kjørboe *et al.*, 2018). Incrementos en la densidad de presa puede aumentar la selección por el tamaño de la presa o taxón. Los morfotipos del guppy

mostraron una significativa ($p < 0.01$) selectividad de presa dependió del tamaño del pez, y del tipo y tamaño del alimento: rotíferos grandes y cladóceros grandes.

La respuesta funcional de algunos peces suele expresar la influencia o comportamiento de las interacciones en la naturaleza en ambientes acuáticos (referencia de respuesta funcional), así como la capacidad de los propios depredadores a responder a las características biológicas y ecológicas de sus presas siendo esto un factor determinante en la acuicultura de ornato para la cría y éxito de sobrevivencia en especies cultivadas (Dussault y Kramer, 1981). En este sentido se han estudiado dicha respuesta en especies comerciales de cultivo de ornato con éxito. Sin embargo, en el presente trabajo por tratarse de una especie con un potencial de cultivo particular, y cuyos morfotipos comerciales presentan diferentes tasas de mortalidad en etapas de crecimiento larval ya demostradas. Resulta importante la implementación de reconocer las diferencias expresadas de forma experimental en los patrones de respuesta funcional para los 4 morfotipos utilizados en nuestro diseño experimental.

Para la selectividad de presas α de Manly, el índice nos muestra que existen una marcada selección de los tipos de presa consumidos por los morfotipos de *P. reticulata*, y es posible agrupar de forma general a los morfotipos cola amarilla y cola roja como aquellos que consumen tipos alimenticios de mayor tamaño en la tercera y cuarta semana de desarrollo, mientras que los morfotipos cola azul y cola negra se caracterizan por mantener a lo largo de las 4 semanas de crecimiento la preferencia alimenticia por tipos alimenticios pequeños. Dicho comportamiento explica que, a nivel de cultivo extensivo, son precisamente estos morfotipos aquellos que presentan mayor mortalidad en estados larvales de crecimiento inicial.

P. reticulata presenta una relación comúnmente observada entre la longitud (LP), así como la apertura de la boca con respecto a la edad (Gerking, 1994). Sin embargo, entre los cuatro morfotipos analizados presentan comportamientos diferentes pues se agrupan en 2 grupos siendo los morfotipos cola roja y cola amarilla muy parecidos en

cuanto a su tamaño y apertura de la boca y los morfotipos cola azul y cola negra presentando esta mayor semejanza. Es interesante observar que el patrón de crecimiento somático de los dos grupos mostró diferencias estadísticamente significativas. La importancia de este resultado determina que los morfotipos cola roja y cola amarilla presenta un grado de desarrollo de crecimiento más rápido que los morfotipos cola azul y cola negra siendo de gran importancia para la implementación de cultivos extensivos.

El comportamiento del consumo de presas mostrado por los distintos morfo tipos de guppy, describe típicamente una tendencia de saturación por la densidad de presas en el que los parámetros (máxima ingestión y tasa de búsqueda de presas) se suponen constantes. La alta frecuencia de captura se explica por la alta disponibilidad de la presa. Si bien el comportamiento es similar en los distintos morfo tipos, el tamaño de la variedad del pez influyo en la magnitud de la respuesta: a mayor talla del depredador una más alta captura de presa. Estas observaciones aplicadas en los resultados de esta investigación explicarían porque se registraron diferencias experimentales en los distintos morfotipos del guppy. Además, implica que *P. reticulata* exhibe dentro de su comportamiento alimenticio, estrategias tanto activas (cola roja y naranja) como pasivas (cola azul y negra). Sin embargo, en la naturaleza, la suposición de búsqueda a tasa constante puede no ser cierta. Y que a bajas y altas densidades de presa, pueda ser ventajoso para el depredador reducir su esfuerzo de búsqueda de alimento para minimizar su exposición a los depredadores y el de los costos energéticos y adquisición de los alimentos (Morozov y Arashkevich, 2010).

Las variedades que desarrollaron un comportamiento selectivo de preferencia según su edad, fueron los cola amarilla y roja (cambian de grupo de presa; de rotíferos a cladóceros conforme crecieron) mientras que los cola azul y negra se mantuvieron con preferencias de presas en tamaño pequeño independiente de su crecimiento (rotíferos) durante el periodo de estudio. *P. reticulata* es un depredador generalista: consumiendo mosquitos, según su abundancia. Este comportamiento selectivo es muy semejante para otros depredadores como las scyphomedusae (Fancett y

Jenkins, 1988) y peces (charal, *Chirostoma jordani*, y *Lates niloticus* (Morales-Ventura *et al.*, 2004; Kouassi *et al.*, 2009). Cabe destacar, no obstante que todos los morfo tipos del guppy seleccionaron siempre presas por su tamaño; las grandes de ambos tipos de dieta. El tamaño de presa preferido aumenta con la edad del pez (Schael *et al.*, 1991). Este fenómeno de comportamiento alimenticio se conoce como “cambio de dieta ontogenético”, y parece que estos cambios de dieta ontogenéticos suelen ser también muy comunes en insectos depredadores planctívoros, incluso traslaparse en sus dietas con variedades de guppy. Por otra parte, los depredadores no atacan cualquier presa de forma indiscriminada, sino que se alimentan más o menos de manera selectiva en un grupo particular de presa disponible (Klecka y Boukal 2012). De acuerdo con la “teoría del consumo óptimo”, ellos deben de maximizar su consumo energético mediante el consumo del recurso más benéfico (aquél que provea el mayor consumo de energía por unidad de tiempo).

Los consumidores no solo necesitan alimentarse de recursos ricos en energía, sino también en recursos de gran calidad para maximizar su adaptación (Dudova *et al.*, 2019). Para depredadores generalistas como el guppy, una dieta mixta puede ser ventajosa dado que le permite explotar dentro de un intervalo amplio de tipos alimenticios benéficos. Estudios ecológico-estequiométricos (Elser y Sterner, 2002), sugieren que los depredadores muy raramente dependen de un solo recurso y que cuando menos, algunos depredadores expuestos a dietas mixtas se alimentan selectivamente para satisfacer y balancear sus necesidades nutrimentales (Dudova *et al.*, 2019). Por ejemplo, el odonato *Sympetrum sanguineum*, creció gradualmente mejor a exposición de dietas mixta, posiblemente para satisfacer sus demandas nutricionales. En un principio se alimentó con rotíferos y más tarde cambio a presas mayores (Klecka y Boukal, 2012).

Naturalmente, la depredación por presión selectiva en poblaciones de presa, puede cambiar considerablemente mientras crece el depredador lo cual puede representar consecuencias tanto ecológicas como evolutivas. Impactar substancialmente las poblaciones presa, disminuir el tamaño de los individuos por selección de los grandes,

reducir su diversidad y la estructura de las poblaciones zooplanctónicas hacia individuos más pequeños dentro de un taxón dado e intertaxa (Mayer y Wahl, 1996).

La preferencia y selectividad puede modificarse no solo por variables como la abundancia y tamaño de la presa (Warburton y Thompson, 2006) sino también por el tamaño de apertura de la boca del depredador (Ventura-Morales *et al.*, 2004), e incluso su contenido energético (Kouassi *et al.*, 2009). Mientras el pez pequeño crece, requiere de un alimento de mayor tamaño para mantener una tasa de crecimiento dado. Las larvas de anchoveta *Engraulis mordax* mostraron selectividad por presas de tamaño y de abundancias grandes conforme se desarrollaban (Schmitt, 1986). Las variedades de guppy seleccionaron presas particulares cuya calidad, posiblemente nutrimental, les confirió un desarrollo particular. Estudios de composición lipídica de ambos tipos de presa (rotíferos y cladóceros) muestra una clara diferencia en el perfil graso de las presas. La calidad energética y nutrimental de los ácidos grasos insaturados es superior a la de los saturados. Los rotíferos, como dieta, están constituidos hasta cerca del 90 % de ácidos saturados, en tanto que los cladóceros contienen cantidades evidentes de ácidos poli-insaturados como el araquidónico, el docohexanoico y el alfa linolénico (Gama-Flores *et al.*, 2015) a los cuales se les ha relacionado con mayores tasas de desarrollo, reproducción y longevidad de los depredadores que los incluyen en su dieta. Esto explicaría el escaso desarrollo (cerca de la mitad) alcanzado por las variedades azul y negra quienes se alimentaron preferencialmente por el rotífero *Brachionus calyciflorus*, mientras que aquellas que prefirieron también cladóceros en su dieta, duplicaron su desarrollo en el mismo periodo. Al respecto, Gophen (1980) subrayó que la dieta de peces pequeños puede afectar la tasa de desarrollo y variar con la densidad, tamaño tipo y calidad de la presa, lo cual es una buena evidencia de que la preferencia de presa y mayor beneficio coincide.

Por otro lado podemos reconocer que una de las características que pueden separar las condiciones en las cuales se dan las diferencias de alimentación en los cuatro morfotipos comparados en el presente trabajo es a través de su perfil de

comportamiento (Schröder *et al.*, 2016) se puede observar que el comportamiento de los morfotipos cola amarilla y cola roja son similares, presentando comparativamente diferencias en cuanto a los morfotipos cola azul y negra (que a su vez son parecidos) con respecto a los estilos de afrontamiento pues se observan una mayor incidencia de ataques en los dos tipos de alimentos *B. calyciflorus* y *M. macrocopa*, caracterizándose un estilo mucho más agresivo. Sin embargo, de los éxitos de ingestión solo evidentes sobre el tipo alimenticio *B. calyciflorus* al ser de menor tamaño, coincidiendo precisamente con las características morfométricas de los morfotipos de menor tamaño (cola azul y cola negra) con respecto a los morfotipos de mayor tamaño (cola roja y cola amarilla) los cuales presentan mayor preferencia y éxito de ingestión sobre *M. macrocopa*.

Entre los diferentes componentes del comportamiento alimentación, el encuentro depende de la velocidad de nado de la presa y del depredador. En este estudio no fue determinada la velocidad de natación de los diferentes morfotipos, ya que las especies de presas ofrecidas eran las mismas. Las diferencias en las tasas de encuentro pueden estar relacionadas con las tasas de nado de los cuatro morfotipos. Como es mencionado anteriormente las diferencias en el ataque son dependientes en los cuatro morfotipos en función de la edad y tamaño, así como el tipo y tamaño de la presa (Greene, 1983). Estas características son importantes para el manejo diferencial en el cultivo dado su comportamiento.

Así mismo, es necesario resaltar, que entre las distintas variedades del guppy *Poecilia reticulata*, evolutivamente ya existe un avanzado proceso de especiación entre ellos. Las variedades cola negra y azul, se encuentran bastante alejadas de las variedades roja y naranja. Sus respuestas de comportamiento alimenticio, selectivo y desarrollo parecen el de especies distintas. Tienen consumo de dieta cuantitativa y cualitativamente, más restringida, exhiben tasas de desarrollo muy lentas en relación los otros morfo tipos experimentales, y sobre todo, la cantidad de biomasa acumulada es menor. Este hecho en consecuencia, merece estudios posteriores sobre todo para analizar las tasas metabólicas y su relación con la calidad nutrimental del tipo de dieta

y las respuestas biológicas demográficas y poblacionales de las distintas variedades en este ensayo.

Conclusión

La respuesta funcional es diferente en los 4 morfotipos para el consumo de *B. calyciflorus* y *M. macrocopa*. Los morfotipos cola amarilla y cola roja en las 2 primeras semanas consumen preferentemente *B. calyciflorus*, y la densidad de presas crítica a la cual se estabiliza el consumo se presenta en un rango de 60 ind./50ml. Los morfotipos cola amarilla y cola roja a partir de la tercera semana consumen preferentemente *M. macrocopa*.

Los morfotipos cola azul y cola negra en las 4 semanas consumen preferentemente *B. calyciflorus*, y la densidad de presas crítica a la cual se estabiliza el consumo se presenta en un rango de 40 a 60 ind./50ml. Los morfotipos cola amarilla y cola roja consumen preferentemente *B. calyciflorus* y *B. havanaensis* en las dos primeras semanas, *B. havanaensis* en la tercera y *M. macrocopa* y *C. dubia* en la cuarta semana. Los morfotipos cola azul y cola negra consumen preferentemente *B. calyciflorus* y *B. havanaensis* en las 4 semanas iniciales.

Existen diferencias significativas entre el inicio y el final del crecimiento somático de los 4 morfotipos. No existen diferencias significativas en la relación longitud patrón, apertura de la boca entre los 4 morfotipos en las 4 semanas del experimento, pero si hay diferencias significativas entre las aperturas de boca inicial y final en los 4 morfotipos a lo largo del experimento.

Los comportamientos alimenticios o estilos de afrontamiento presentan diferencias con respecto al tamaño del cuerpo de acuerdo con el morfotipo, los morfotipos cola roja y cola amarillo presentan mayor afrontamiento sobre *M. macrocopa* dada su preferencia con este tipo mientras que los morfotipos de menor tamaño, cola azul y cola negra presentan mayor afrontamiento sobre *B. calyciflorus* siendo además el tipo preferente.

Estas observaciones tienen implicaciones en el manejo exitoso del manejo en cultivo de los cuatro morfotipos de la especie *P. reticulata*.

Literatura citada

- Arendt JD y Reznick DN 2005 Evolution of juvenile growth rates in female guppies (*Poecilia reticulata*): predator regime or resource level? Proc R Soc London B 272: 333-337.
- Begon M, Harper JL y Townsend CR 1990 Ecology: individual, population and communities. (2nd ed.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Borowitzka MA y Borowitzka LJ 1988 Micro-algal biotechnology. Cambridge University Press. London.
- Bottrell H, Duncan A, Gliwicz Z, Grygierek E, Herzig A, Hillbricht-Ilkowska A, Kurasawa H, Larsson P y Weglenska T 1976 A review of some problems in zooplankton production studies. Norwegian Journal of Zoology 24: 419-456.
- Brooks JL y Dodson SI 1965 Predation, body size, and composition of plankton. Science 150: 28-35.
- CABI 2015 *Poecilia reticulata* (guppy). CAB International, Wallingford, UK. Available: <http://www.cabi.org/isc/datasheet/68208> (July 2015).
- Chong AS, Ishak SD, Osman Z y Hashim R 2004 Effect of dietary protein level on the reproductive performance of female swordtails *Xiphophorus helleri* (Poeciliidae). Aquaculture 234: 381-392.
- Devezé Murillo P, Mendiola R, Lorenzo J y Sánchez Luna B 2004 Cultivo de *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) en cuerpos de agua tropicales, Veracruz, México. Revista de biología tropical 52: 951-958.
- Dominguez-Dominguez O, Nandini S y Sarma SSS 2002 Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. Fisheries Management and Ecology 9: 285–291.
- Dudova P, Boukal DS y Klecka J 2019 Prey selectivity and the effect of diet and on growth and development of a dragonfly *Sympetrum sanguineum*. PeerJ7: e7881
- Dumont HJ, Tundisi JG y Roche K (eds) 1990. Intra-zooplankton predation. Developments in Hydrobiology 60.

- Duncan A 1984 Assessment of factors influencing the composition, body size and turnover rate of zooplankton in Parakrama Samudra, an irrigation reservoir. *Hydrobiologia* 113: 201-215.
- Dussault GV y Kramer DL 1981 Food and feeding behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Canadian Journal of Zoology* 59: 684-701.
- Elser J y Sterner RW 2002 *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Springer, New York
- Escalera-Vázquez LH, Domínguez-Domínguez O, Molina-Domínguez E, Sarma SSS y Nandini S 2018 Determination of optimal prey for rearing tropical gar *Atractosteus tropicus* (Lepisosteiformes: Lepisosteidae). *Revista de Biología Tropical* 66: 1018-1033.
- Fancett MS y Jenkins GP 1988 Predatory impact of Scyphomedusae on ichthyoplankton and other zooplankton in Port Phillip Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 116: 63-77.
- Felix A, Stevens ME y Wallace RL 1995 Unpalatability of a colonial rotifer, *Sinantherina socialis*, to small zooplanktivorous fishes. *Invertebrate Biology*: 139-144.
- Froese R y Pauly D (eds) 2015 *Poecilia reticulata* Peters, 1859. FishBase. Available: <http://www.fishbase.org/summary/3228> (July 2015).
- Gama-Flores JL, Huidobro-Salas ME, Sarma SSS, Nandini S, Zepeda-Mejia R y Gulati RD 2015 Temperature and age affect the life history characteristics and fatty acid profiles of *Moina macrocopa* (Cladocera). *Journal of Thermal Biology* 53: 135-142.
- Gerking SD 1994 *Feeding Ecology of Fish*. Elsevier, North Holland.
- GISD. Global Invasive Species Database. 2006. *Poecilia reticulata* (fish). IUCN Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland. Available: <http://www.issg.org/database/species/ecology.aspx?psi=683&fr=1&sts=sss&lang=EN>. (July 2015).
- Gophen M 1980 Food sources, feeding behaviour and growth rates of *Sarotherodon galilaeum* (Linnaeus) fingerlings. *Aquaculture* 20: 101-115.
- Greene CH 1983. Selective predation in freshwater zooplankton communities. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 68: 297–315.
- Hassell MP, Lawton JH y Beddington JR 1977 Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J Anim Ecol* 46: 249-262.

- Holling CS 1966 The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem Entomol Soc Can 48: 1-87.
- James R y Sampath K 2003 Effects of meal frequency on growth and reproduction in the ornamental red swordtail, *Xiphophorus helleri*. The Israeli Journal of Aquaculture Bamidgeh 55: 197-207.
- Juanes F 1994 What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? En: Theory and application in fish feeding ecology, eds. Stouder DJ, Fresh KL y Feller RJ. The Belle W. Baruch Library in Marine Science No. 18 University of South Carolina Press. pp. 79-100.
- Kerfoot WC y Sih A 1987 Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press New England, Hanover, N.H.
- Khadka RB y Rao TR 1986 Prey size selection by common carp (*Cyprinus carpio* var. *communis*) larvae in relation to age and prey density. Aquaculture 54: 89-96.
- Kjørboe T, Saiz E, Tiselius P y Andersen KH 2018 Adaptive feeding behavior and functional responses in pelagic copepods. Limnology and Oceanography 63(1), 308-321.
- Klecka, J y D. S. Boukal 2012 Who Eats Whom in a pool? A comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. Plos One 7(6): e37741
- Kouassi NC, Bony KY, Konan FK, Edia EO, Sylla S y Moreau J 2009 Food composition and zooplanktonic prey selectivity of *Lates niloticus* (Linné, 1762) juveniles in fishponds (Ivory Coast; West Africa). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 393: 04.
- Krebs JR 1993 Ecological methodology. Harper Collins Publ., New York.
- Krebs JR y Davies NB 1991 An introduction to behavioural ecology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Lazzaro X 1987 A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. Hydrobiologia 146: 97-167.
- Mayer C.M y Wahl, D.H. 1996 The relationship between prey selectivity and growth and survival in a larval fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 1504-1512.

- Morales-Ventura J, Nandini S y Sarma SSS 2004 Functional responses during the early larval stages of the charal fish *Chirostoma riojai* (Pisces: Atherinidae) fed zooplankton (rotifers and cladocerans). *Journal of Applied Ichthyology* 20: 417-421
- Morozov A y Arashkevich E 2008 Patterns of zooplankton functional response in communities with vertical heterogeneity: a model study. *Math Model Nat Phenom* 3(3):131-149.
- Nandini S y Sarma SSS 1998 Laboratory manual. Workshop on Rotifer-fish larvae interactions. ENEP Iztacala, Mexico: 55 pp.
- Nandini S y Sarma SSS 2000 Zooplankton preference by two species of freshwater ornamental fish larvae. *J Appl Ichthyol* 16(6): 273-275.
- Nico L, Neilson M y Loftus B 2015 *Poecilia reticulata*. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, Florida. Available: <http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=863>. (July 2015).
- Pianka ER 1983 *Evolutionary ecology* (3rd edn). Harper and Row, New York.
- Prang G 2007 An industry analysis of the freshwater ornamental fishery with particular reference to the supply of Brazilian freshwater ornamentals to the UK market. *Scientific Magazine* 3: 7-52.
- Rao TR 2003 Ecological and ethological perspectives in larval fish feeding. *Journal of Applied Aquaculture* 13: 145-178.
- Reznick DN, Butler IV, MJ, Rodd FH y Ross P 1996 Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* 50:1651-1660.
- Rodríguez Gómez H, Daza PV, Carrillo Avila M, Watson JD, Solanas y Crocomo J 2001 *Fundamentos de acuicultura continental* (No. 639.3 F981 2001). Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá (Colombia). Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Bogotá.
- Ruttner-Kolisko A 1977 Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Archives of Hydrobiology* 8: 71-76.
- SAGARPA 2018. Impulsa SAGARPA-CONAPESCA la acuicultura de peces ornamentales como alternativa de negocio en el país. México D.F., Comunicado de prensa. NUM. 162-15.

- Sarma SSS 1993 Feeding responses of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera): laboratory and field studies. *Hydrobiologia* 255/256: 275-282
- Sarma SSS, López-Rómulo JA y Nandini S 2003 Larval feeding behaviour of blind fish *Astyanax fasciatus* (Characidae), black tetra *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae) and angel fish *Pterophyllum scalare* (Cichlidae) fed zooplankton. *Hydrobiologia* 510: 207-216.
- Schael DM, Rudstam LG y Post JR 1991 Gape limitation and prey selection in larval yellow perch (*Perca flavescens*), freshwater drum (*Aplodinotus grunniens*), and black crappie (*Pomoxis nigromaculatus*). *Can J Fish Aquat Sci* 48: 1919–1925.
- Schröder A, Kalinkat G y Arlinghaus R 2016 Individual variation in functional response parameters is explained by body size but not by behavioural types in a poeciliid fish. *Oecologia* 182: 1129-1140.
- Schmitt PD 1986 Prey size selectivity and feeding rate of larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard. *CalCOFI Rep.* 27: 153-161.
- Solomon ME 1949 The natural control of animal populations. *J Anim Ecol* 18: 1-35
- Tamaru CS y Ako H 1999 Using commercial feeds for the culture of freshwater ornamental fishes in Hawaii. En *UJNR Aquaculture Panel Symposium* 28: 109-119.
- Tamaru CS, Cole B, Bailey R, Brown C y Ako H 2001 A manual for commercial production of the swordtail, *Xiphophorus helleri*. Center for Tropical and Subtropical Aquaculture, Hawaii.
- USEPA 1985 Methods for measuring acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environmental Protection Agency EPA/600/4-85/013.
- Valero A, Garcia CM y Magurran AE 2008 Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters* 4:149-152.
- Velasco-Santamaría Y y Corredor-Santamaría W 2011. Nutritional requirements of freshwater ornamental fish: a review. *Revista MVZ Córdoba* 16: 2458-2469.
- Warburton K y Thompson C 2006 Cost of learning: the dynamics of mixed-prey exploitation by silver perch, *Bidyanus bidyanus* (Mitchell, 1838). *Ani Behav* 71: 361-370.

Williamson CE 1987 Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: the role of prey morphology and behaviour. *Limnol Oceanogr* 32: 167-177.

Zaret TM 1980 *Predation and Freshwater Communities*. Yale University Press, New York.